

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

“Estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e variação temporal na dieta e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical”

Maurício Meirelles do Nascimento Castro

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

RIBEIRÃO PRETO - SP

2013

Maurício Meirelles do Nascimento Castro

“Estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e variação temporal na dieta e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical”

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

Orientadora: Dra. Cláudia Inês da Silva

RIBEIRÃO PRETO - SP

2013

Ficha Catalográfica

Castro, Maurício Meirelles do Nascimento

Estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e variação temporal na dieta e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical. Ribeirão Preto, 2013.

xvii, 87 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (Mestrado) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP. Área: Entomologia.

Orientador(a): Silva, Cláudia Inês.

1. dieta. 2. ninhos-armadilha. 3. análise polínica. 4. conservação. 5. polinizadores.

Nome: Maurício Meirelles do Nascimento Castro

Título: Estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e variação temporal na dieta e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical

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

Banca Examinadora

Prof(a). Dr(a).: _____

Instituição: _____

Parecer: _____

Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a).: _____

Instituição: _____

Parecer: _____

Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a).: _____

Instituição: _____

Parecer: _____

Assinatura: _____

Ribeirão Preto, _____ de _____ de 2013.

Agradecimentos

À minha orientadora, Cláudia Inês da Silva, por ter me orientado desde a minha monografia até agora. Nesses quatro anos de convivência foram inúmeros os ensinamentos acadêmicos.

Ao prof. Carlos Alberto Garófalo, que tive o prazer de ser aluno durante a graduação e o mestrado, pelos ensinamentos valiosos durante as disciplinas, pela ajuda nos projetos desenvolvidos, correção de artigo científico e capítulos de monografia e dissertação, mas principalmente por passar um pouco da sua riquíssima experiência no meio acadêmico. Experiência essa, que extrapola o conhecimento científico e que serão importantes em qualquer outro meio em que haja a convivência entre pessoas.

Ao prof. Milton Groppo Jr., que também foi meu professor na graduação, pelo auxílio na identificação das espécies de plantas, leitura e importantes sugestões sobre o primeiro capítulo da dissertação.

À João Paulo Castro (Manjuba) pelo árduo trabalho de identificação das espécies de plantas; à Maria Helena por me receber tantas vezes e ajudar na preparação do material botânico para a incorporação no Herbário do Departamento de Biologia da FFCLRP.

Ao técnico José Carlos Serrano pela identificação das espécies de abelhas coletadas nos ninhos-armadilha.

Ao Sr. Edílson Simão Ribeiro da Silva por me acompanhar e ajudar com o transporte, excicatas, fotos, montagem dos ranchos e checagem dos ninhos-armadilha durante boa parte das coletas de plantas e abelhas.

À todo o pessoal do laboratório de microbiologia, representado pelos técnicos Maurício e Ricardo, além do meu amigo José Carlos Salgado (Risoles) que nos forneceram água destilada e NaOH para incontáveis procedimentos com o material polínico.

À Daniela de Azevedo Souza, pela receptividade, por permitir que eu coletasse meus dados em sua propriedade e por disponibilizar todo tipo de informação que dispunha sobre a área; ao Sr. Gilberto e família, que me receberam muito bem durante todas as minhas idas à fazenda Boa Vista.

Ao biólogo Erlon Honorato e ao agrônomo da prefeitura de Guatapará, Júlio Yoji Takaki, pelas informações sobre a fazenda Boa Vista e os dados abióticos, respectivamente.

Ao Carlos Eduardo Pinto da Silva e à Aline Candida Ribeiro Andrade e Silva pela ajuda com as análises estatísticas.

Aos funcionários do Departamento de Biologia da FFCLRP, especialmente: Renata, Vera, Caique, Taimara, Carlos, Miriam, Cidinha, Suelly e Sebastião. Sem vocês o Departamento simplesmente não funcionaria.

Ao pessoal do bloco 7, principalmente: Papa, Ganso, Sidnei, Denise, Gláucya, Yara, Aline, Salsas, Túlio, Lucas, Cotia e Dani;

Aos que não residem em Ribeirão, mas frequentemente passam um tempo por aqui: Cristiano Menezes, Ricardo Caliari, Michael Hrcir, Camila, Annelise.

As pessoas que estagiaram no laboratório de Palinoecologia, em especial a Liliane Melo e Sandy Carolina Padilla Baez com quem pude conversar mais e aprender sobre o trabalho de cada uma, além das ricas histórias dos locais onde moram.

Aos amigos do laboratório: Léo, Patrícia, Alejandro, Gabi, Ana Luiza, Taís e Malu pelas conversas, ajuda com algum material que não tínhamos no laboratório e sugestões com relação ao trabalho. Em especial à Elisa, Morgana e Maju que estiveram mais próximas e participaram de momentos mais críticos.

Aos meus amigos da 43^a que mesmo com encontros menos frequentes ainda pude encontrar e estender um pouco mais os bons momentos vividos durante a graduação.

Às minhas amiguíssimas Letícia (Xinxá) e Kátia (Dory) por serem as pessoas que mais estiveram comigo nesses últimos quatro anos e colaboraram com absolutamente tudo o que fiz na USP durante esse tempo. Como se não fosse o bastante, elas ainda me acompanharam e dividiram boa parte de todos os momentos felizes e tristes que passei fora do *campus*. O que dizer dessas duas? Vocês são o máximo!

À Deus por tantas bênçãos.

Aos meus pais Júnior e Mônica e meus irmão Pedro e Carla, por agüentaram todos os meus períodos de mau humor, que não foram poucos, e pelas super dosagens de carinho que recebo todos os dias.

À Capes pela bolsa de mestrado.

À FAPESP (processo 2010/10285-4) pelo apoio financeiro.

Resumo: O reconhecimento das plantas que compõem a dieta das abelhas e a intensidade com que elas são utilizadas tem papel fundamental na compreensão da estruturação das comunidades de abelhas. Além disso é importante para a elaboração de diretrizes que permitam a conservação destes importantes polinizadores e a exploração racional de ambientes agrícolas e naturais. Com o intuito de compreender a estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em floresta higrófila neotropical e as interações estabelecidas com as plantas desse formação vegetal, os objetivos específicos do presente estudo foram: 1) identificar as síndromes de polinização zoófilas e avaliar a distribuição espaço-temporal de recursos florais; 2) avaliar a estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e; 3) analisar a variação temporal na dieta e nas redes de interações entre abelhas e plantas em um fragmento de floresta higrófila. O estudo sobre a florística foi feito em uma transeção de 1000 m x 10 m de cada lado, totalizando 2 ha. Nessa transeção as espécies de plantas em floração foram identificadas e avaliadas quanto ao seu hábito ou forma de vida, síndrome de polinização e recursos florais disponibilizados. Além disso, foi contado o número de indivíduos por espécie em floração para estimar quantitativamente a distribuição espaço-temporal dos recursos florais. Para amostrar as abelhas foram instalados dois tipos de ninhos-armadilha (*NAs*) e esses foram acompanhados mensalmente para detectar a ocupação. Os *NAs* ocupados e fechados no campo foram levados para o laboratório onde permaneceram até a emergência dos indivíduos. Concomitantemente aos estudos sobre florística, fenologia de floração e amostragem das abelhas nos *NAs* foram também amostrados no campo botões em pré-antese das espécies de plantas em floração. Desses foram retiradas as anteras e essas foram submetidas ao processo de acetólise para posteriormente preparar as lâminas que compuseram a Palinoteca de referência da área estudada. Isso foi feito para analisar o material polínico amostrado nos ninhos das abelhas após a emergência e por meio de comparação identificar as plantas utilizadas na dieta dessas abelhas. Para cada espécie que ocupou os *NAs* foram sorteados no mínimo uma e no máximo cinco amostras (lâminas) por mês para a análise do material polínico residual. O estudo mostrou que a melitofilia é a síndrome mais bem representada na floresta higrófila, sendo os estratos, herbáceo e arbóreo os mais representativos para essa síndrome de polinização. Os recursos pólen e néctar estiveram disponíveis ao longo de todo o período estudado, porém esses recursos florais apresentaram dois picos de disponibilidade, um na estação seca (julho), e outro na chuvosa (dezembro). A comunidade de abelhas que nidificaram nos *NAs* foi composta por oito espécies. Houve uma variação na diversidade entre

os dois anos de estudo, contudo não foi significativa ($H'_{ano1}=1,103$ e $H'_{ano2}=0,994$; t ($p=0,339$)). A maioria das espécies de abelhas apresentou suas atividades de nidificação num curto período do ano. Mesmo *Centris analis* Fabricius e *Tetrapedia diversipes* Klug que foram abundantes, nidificando durante a maior parte do ano, também apresentaram um período com maior concentração na atividade, sendo esse durante a estação chuvosa. O período de maior concentração nas atividades de nidificação, de maneira geral, não se sobrepôs com o período de maior disponibilidade de recursos florais na área estudada. Houve uma variação na razão sexual com desvio para machos. A mortalidade nas abelhas ocorreu por ataques de cleptoparasitas, principalmente *Anthrax* sp. e *Leucospis* sp., contudo a maior porcentagem de mortalidade foi atribuída à causas desconhecidas. Com relação à dieta das abelhas, houve uma variação na amplitude do nicho trófico das espécies que ocorreram nos dois anos de estudo. De maneira geral, as abelhas apresentaram um $S_{aparente}$ relativamente baixo, sendo que a maioria das dietas foi constituída por uma ou no máximo três espécies de plantas intensivamente exploradas pelas abelhas, ou seja, espécies de plantas que corresponderam a mais de 45% da dieta total anual. Algumas espécies como *Epanthidium* sp., no primeiro ano de estudo e *T. diversipes*, no segundo tiveram 90% de suas dietas compostas por apenas uma espécie de planta. Isso mostra que de maneira geral as interações entre as abelhas e a maioria das espécies de plantas são fracas. O grau médio de interação das plantas foi mais baixo ($k_p=1,814$) do que das abelhas ($k_a=13,375$). As redes de interações formadas apresentaram um baixo e não significativo aninhamento, mostrando que as espécies de abelhas mais especialistas não concentram suas interações apenas com espécies de plantas mais generalistas, conferindo pouca assimetria às redes. Isso indica que as espécies de abelha que nidificam em cavidades preexistentes apresentam um mutualismo menos facultativo em relação às plantas usadas em sua dieta. O índice H_2' mostrou uma especialização na comunidade, sendo os valores desse índice conservado entre os dois anos de estudo ($H_2'_{ano1}=0,783$; $H_2'_{ano2}=0,749$). De fato as abelhas que ocuparam os NAs na floresta higrófila são mais especializadas. As espécies da família Megachilidae e das tribos Centridini, Tetrapediini e Euglossini, apresentam relações mais estreitas com plantas poliníferas. As abelhas filogeneticamente próximas compartilham mais fontes de recursos entre si. A morfologia e o comportamento das fêmeas das abelhas pode explicar, ao menos em parte, essa especialização na comunidade. As espécies da tribo Centridini podem vibrar para coletar o pólen e assim como Tetrapediini, possuem escopas no último par de pernas e, coletam óleos florais. As fêmeas de Euglossini apresentam corbículas e também vibram durante a coleta de

pólen nas anteras. Mesmo a modularidade não sendo significativa, os grafos ilustraram, mais evidentemente no segundo ano, que há formação de três grupos nas redes representados por: Megachilidae, abelhas coletoras de óleos e Euglossini. Um outro aspecto que interferiu na especialização da comunidade está relacionado às espécies sazonais que não se sobrepõem com as espécies mais frequentes ao longo do ano. Isso impede que certas interações ocorram na comunidade (interações proibidas) em razão do desajuste fenológico entre espécies de abelhas e de plantas. A abundância também foi um fator determinante nas variações das redes de interações. Isso foi bem ilustrado pela espécie *T. diversipes* que no segundo ano foi representada por apenas um ninho, em contrapartida com o primeiro ano, onde foram fundados 28. Essa abelha interagiu com 31 espécies de plantas no primeiro ano e em virtude do decréscimo na sua abundância, no segundo foram registradas interações com apenas sete espécies de plantas. De maneira geral, as espécies de plantas mais importantes na manutenção da estrutura da comunidade das abelhas foram *Byrsonima* sp., *Machaerium hirtum* (Vell.) Stelfeld, *Malpighia emarginata* DC. e *Miconia chamissois* Naudin. O presente estudo ampliou as informações sobre a flora, a comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e as interações tróficas estabelecidas entre as espécies de abelhas e plantas na floresta higrófila, uma formação vegetal ainda pouco estudada.

Palavras-chave: dieta, ninhos-armadilha, análise polínica, conservação, polinizadores

Abstract: The recognition of the plants that compose the diet of bees and the intensity with which they are used, plays a key role in understanding the structuration of bee communities. Additionally it is important for the development of guidelines that allow these essential pollinator conservation and rational exploitation of natural and agricultural environments. In order to understand the bees community structure that nest in preexisting cavities in a Neotropical hygrophilous (swamp) forest and the interactions established with plants of this vegetal formation, the specific objectives of this study were: 1) to identify the zoophilous pollination syndromes and to evaluate spatio-temporal distribution of floral resources, 2) to evaluate the bees community structure that nest in preexisting cavities, and 3) to analyze the temporal variation in the diet and in the interactions networks between bees and plants in a hygrophilous forest fragment. The floristic study was done in a transect of 1000 x 10 m on each side, totaling 2 ha. In this transect flowering plants species were identified and evaluated about their habit or life form, pollination syndrome and floral resources that they offered. Furthermore, it was counted the number of individuals per species in bloom to estimate the spatiotemporal quantitative distribution of floral resources. To sample bees, two types of trap nests (*NAs*) were installed and these were monitored monthly to detect occupancy. The occupied and closed *NAs* in the field were taken to the laboratory where they were kept until the emergence of individuals. Concurrently with studies about the floristic, flowering phenology and sampling of bees in the *NAs*, it were also sampled in the field pre-anthesis buds of plants species that were flowering. From these buds, anthers were removed and submitted to acetolysis process to prepare slides that later would form the Palinoteca of reference of the study area. This was done to identify by comparison, the pollen material sampled in the bees nests after emergence and to recognize plants that composed these bees diets. For each species that occupied the *NAs* were randomly selected at least one and a maximum of five samples (slides) per month for the analysis of residual pollen material. The study showed that melittophily is the syndrome best represented in the hygrophilous forest, and that herbs and trees are the ones that best represents this pollination syndrome. Pollen and nectar were available throughout the study period, but these floral resources showed two peaks of availability, one during the dry season (July), and another in the rainy season (December). The bees community that nested in trap nests was composed of eight species. There was a variation in diversity between the two years of study, however, it was not significant ($H'_{ano1}=1.103$ and $H'_{ano2}=0.994$; t ($p=0.339$)). Most bee species nested in a short period of the year. Even *Centris analis* Fabricius and *Tetrapedia diversipes* Klug which were

abundant, nesting during most of the year, also presented a period of higher concentration in their activity, which was during the rainy season. The period of greater concentration in nesting activities, in general, did not overlap the period of greater availability of floral resources in the study area. There was a variation in sex ratio with deviation for males. Bees mortality was caused by cleptoparasites attacks, mainly *Anthrax* sp. and *Leucospis* sp., however the highest percentage of deaths was attributed to unknown causes. Regarding bees diet, there was a variation in the trophic niche breadth of species that occurred in both years of study. In general, the bees showed an S_{aparente} relatively low, with most diets consisted of one or at most three plant species intensively exploited by the bees, which are the plants species that corresponded to more than 45% of the total diet year. Some bee species like *Epanthidium* sp., in the first year of study and *T. diversipes* in the second, had 90% of their diets composed of only one plant species. This shows that in general the interactions between bees and most plant species are weak. Plants average degree of interaction was lower ($k_p=1.814$) than the one presented by bees ($k_a=13,375$). The interaction networks formed a low and not significant nestedness, showing that more specialists bees species do not concentrate their interactions only with more generalist plants species, giving little asymmetry to the networks. This shows that bee species that nest in preexisting cavities present a less facultative mutualism in relation to the plants used in their diet. The H_2' index indicated a specialization in the community, been this index values preserved in both years of study ($H_2'_{\text{ano1}}=0.783$; $H_2'_{\text{ano2}}=0.749$). Indeed bees that occupied the NAs in hygrophilous forest are more specialized. Species of the family Megachilidae and tribes Centridini, Tetrapediini and Euglossini, have closer relationships with polliniferous plants. Bees phylogenetically closer share more floral sources among themselves. The morphology and behavior of female bees may explain, at least in part, this specialization in the community. The species of the tribe Centridini can vibrate to collect pollen and as Tetrapediini, have scopas in their last pair of legs and collect floral oils. The Euglossini females have corbicula (pollen basket) and also vibrate while collecting pollen from anthers. Even with a not significant modularity, the graphs illustrated, more clearly in the second year, that three groups could be distinguished in the networks represented by: Megachilidae, oil collecting bees and Euglossini. Another aspect that interfered in the community specialization is related to the seasonal species that do not overlap with the most common species throughout the year. This prevents that certain interactions occur (forbidden interactions) in the community because of phenological mismatch between bees and plants species. The abundance was also a determinant factor in the interaction networks variations.

This was well illustrated by the species *T. diversipes* which in the second year was represented by only one nest, in contrast with the first year, which was founded 28. This bee interacted with 31 plants species in the first year and because of the decrease in its abundance, in the second were recorded interactions with only seven plants species. In general, the most important plant species for the maintainance of the bees community structure were *Byrsonima* sp., *Machaerium hirtum* (Vell.) Stellfeld, *Malpighia emarginata* DC. and *Miconia chamissois* Naudin. The present study expanded the information about the flora, the bees community that nest in preexisting cavities and the trophic interactions established between bees and plants species in hygrophilous forest, a vegetal formation yet little studied.

Keywords: diet, trap nests, pollen analysis, conservation, pollinators

Lista de Figuras

Capítulo I

Figura 1. Localização da área estudada no município de Guatapar, Estado de So Paulo, Brasil. A linha cheia delimita a vegetao nativa que compe a floresta higrfila. A linha pontilhada representa a transeo onde foram amostradas as espcies de plantas em florao no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.....11

Figura 2. Distribuio da temperatura mdia (C) e precipitao acumulada mensal (mm) na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. Fonte: Prefeitura de Guatapar.....12

Figura 3. Classificao das espcies vegetais segundo o principal recurso floral atrativo aos visitantes florais.....13

Figura 4. Nmero de espcies de plantas encontradas em cada famlia botnica na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto 2010 a julho de 2012.....19

Figura 5. Sndromes de polinizao identificadas na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2011 a julho de 2012.....20

Figura 6. Distribuio mensal das espcies e indivduos em florao na Reserva Toca da Paca, no perodo de agosto de 2011 a junho de 2012. Total de espcies (A) e indivduos (B) amostrados na rea ———; apenas as plantas melitfilas -----.....21

Figura 7. Distribuio na estratificao vertical das espcies melitfilas que floresceram na Reserva Toca da Paca entre agosto de 2011 e julho de 2012.....22

Figura 8. Distribuio temporal dos recursos florais atrativos para as abelhas na estratificao vertical na floresta higrfila, na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2011 a julho de 2012. (A) Plen; (B) Nctar.....25

Captulo II

Figura 1. Localizao da rea estudada no municpio de Guatapar, Estado de So Paulo, Brasil no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. A linha cheia delimita a vegetao nativa que compe a floresta higrfila. Os pontos em vermelho representam a localizao dos suportes de ferro contendo os ninhos-armadilha.....38

Figura 2. Ninhos-armadilha usados para amostrar as abelhas solitrias na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP. A: Suporte de ferro, onde foram disponibilizados os

ninhos-armadilha (NAs). B: NAs feitos com cartolina preta. C e D: NAs feitos com gomos de bambu.....40

Figura 3. Número de ninhos-armadilha fundados e fatores climáticos observados na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a setembro de 2012.....43

Figura 4. Atividades de nidificao (A), e emergncia das abelhas (B) na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.....45

Figura 5. Razo sexual nas espcies de abelhas que emergiram dos ninhos-armadilha na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.....46

Figura 6. Mortalidade de abelhas nos ninhos-armadilha na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.....47

Figura 7. Inimigos naturais, cleptoparasitas, encontrados nos ninhos-armadilha na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. Os crculos em branco representam os cleptoarasitas e os tringulos de cor cinza, as espcies de abelhas hospedeiras. Quanto maior o nmero de clulas parasitadas, maior  a espessura das linhas conectoras.....49

Captulo III

Figura 1. Redes de interaes entre plantas e abelhas que nidificaram nos ninhos-armadilha na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2011 (A) e entre agosto de 2011 e julho de 2012 (B). Os crculos representam as espcies de plantas e os tringulos as espcies de abelhas; os nmeros correspondentes as plantas esto apresentados na Tabela 1. Os tons de cinza indicam os mdulos detectados em nossas anlises.....75

Figura 2. Representao das redes de interaes entre as espcies de abelhas que nidificaram nos ninhos-armadilha na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. A: Ano 1, B: Ano 2. Em cada grafo, as colunas da esquerda representam as espcies de abelhas e as da direita, as espcies de plantas. O significado de cada abreviao est apresentado na Tabela 1.....76

Lista de Tabelas

Capítulo I

Tabela 1. Composição florística e distribuição das espécies de plantas em floração na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, entre agosto de 2011 e julho de 2012. CdH. = cdigo do herbrio; CdP = cdigo da palinoteca; Ha/Fv (hbito ou forma de vida): arb = arbreo; arbus = arbustivo; epi = epfita; herb = herbceo; lia = liana. PRD = Principal Recurso Disponvel: ne = nctar; po = plen. SinPol = Sndrome de Polinizao: cant = cantarofilia; fale = falenofilia; mel = melitofilia; mio= miofilia; orni = ornitofilia; psic = psicofilia; quir = quiropterofilia; s/i = sem informao. *=classificao com base em Faegri & Pijl (1979); **=classificao com base no gnero da planta.....15

Tabela 2. Sndromes de polinizao distribudas, em porcentagem, em cada um dos estratos represenados na floresta higrfila, na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP no perodo de agosto de 2011 a julho de 2012.....20

Tabela 3. Resultados do teste de uniformidade de Rayleigh (Z) para distribuo circular dos recursos florais disponibilizados para as abelhas na estratificao vertical na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, entre agosto de 2011 a julho de 2012.....24

Captulo II

Tabela 1. Nmero de ninhos-armadilha fundados por espcie de abelha na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.....42

Captulo III

Tabela 1. Espcies de plantas usadas na dieta das abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. Os valores em negrito representam as espcies dominantes na dieta das abelhas (>45%). Abrev.: abreviao dos nomes das espcies de plantas, Cd.: Cdigo das espcies de plantas, *C.a*: *Centris analis*, *C.t*: *Centris tarsata*, *C.v*: *Centris vitata*, *E.sp*: *Epanthidium* sp., *Eg.to*: *Euglossa townsendi*, *Eg.tr*: *Euglossa truncata*, *M.sp*: *Megachile* sp. *T.d*: *Tetrapedia diversipes*. arb= arbreo; arbus= arbustivo; herb= herbceo; lia= liana.....69

Tabela 2. Nmero de ninhos (N), riqueza de plantas (S), amplitude de nicho (H'), equitatividade da amplitude do nicho (J'), nmero aparente de espcies de plantas ($S_{aparente}$), dominncia de Berger-Parker (d), sobreposio de nicho (O_{jk}) entre abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. *C.a*: *Centris analis*, *C.t*: *Centris tarsata*, *C.v*: *Centris vitata*,

E.sp: Epanthidium sp., Eg.to: Euglossa townsendi, Eg.tr: Euglossa truncata, M.sp: Megachile sp. T.d: Tetrapedia diversipes.....72

Tabela 3. Características das redes de interações entre plantas e abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.....74

Sumário

Introdução Geral.....	1
Referências Bibliográficas.....	3
Capítulo I - Identificação das síndromes de polinização zoófilas e distribuição espaço-temporal de recursos florais em um fragmento de floresta higrófila neotropical: subsídio para manejo e conservação de polinizadores.....	6
Resumo.....	7
Abstract.....	8
1. Introdução.....	9
2. Material e Métodos.....	10
2.1. Área de estudo.....	10
2.2. Composição florística e distribuição das síndromes de polinização na estratificação vertical.....	12
2.3. Fenologia de floração e distribuição espaço-temporal dos recursos florais.....	13
2.4. Análise de dados.....	13
3. Resultados.....	14
3.1. Composição florística e distribuição das síndromes de polinização na estratificação vertical.....	14
3.2. Fenologia de floração e distribuição espaço-temporal dos recursos florais com ênfase nas plantas melitófilas.....	21
4. Discussão.....	26
5. Referências Bibliográficas.....	28
Capítulo II - Comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em uma floresta higrófila neotropical.....	33
Resumo.....	34
Abstract.....	35
1. Introdução.....	36
2. Material e Métodos.....	38

2.1. Local de estudo.....	38
2.2. Amostragem das abelhas.....	38
2.3. Análise de dados.....	40
3. Resultados.....	41
3.1. Ocupação de ninhos pelas fêmeas das abelhas.....	41
3.2. Emergência e razão sexual das abelhas.....	43
3.3. Mortalidade e inimigos naturais das abelhas.....	46
4. Discussão.....	48
5. Referências Bibliográficas.....	52
Capítulo III - Variação temporal na dieta das abelhas que nificam em cavidades preexistentes e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical.....	58
Resumo.....	59
Abstract.....	60
1. Introdução.....	61
2. Material e Métodos.....	62
2.1. Área de estudo.....	62
2.2. Elaboração da Palinoteca.....	62
2.3 Análise dos dados.....	63
2.4. Análise das redes de interação entre as abelhas e plantas usadas na dieta de imaturos.....	65
3. Resultados.....	67
3.1. Dieta das abelhas que ocuparam os <i>NAs</i>	67
3.2 Variação temporal nas redes de interações entre abelhas e plantas.....	73
4. Discussão.....	77
5. Referências Bibliográficas.....	81
Anexo I.....	86
Conclusão Geral.....	87

Introdução Geral

Estima-se que existam mais de 20 mil espécies de abelhas distribuídas nas diferentes regiões do mundo (Michener 2007), sendo que mais de 85% delas são solitárias (Batra 1984). Embora essa fração representativa seja conhecida, pouco se sabe sobre o comportamento de nidificação e construção dos ninhos para a maioria das espécies de abelhas solitárias (Garófalo 2000). Dentre as espécies estudadas, o substrato mais utilizado para a construção de ninhos pelas abelhas solitárias é o solo (Gazola 2003). Em segundo lugar está a madeira com ninhos construídos em galhos, ramos, tocos e troncos de árvores (Gazola 2003). Apesar de algumas espécies possuírem o hábito de escavar madeira, cerca de 5% das abelhas solitárias nidificam em cavidades preexistentes (Krombein 1967). Essas cavidades podem ser o interior da medula de plantas, orifícios existentes em árvores, galerias feitas em madeira por besouros ou outros insetos, em gomos de bambu, em barrancos, em orifícios existentes em paredes de construções de alvenaria, em ninhos abandonados de outras espécies (Camillo et al. 1995). Para a construção dos ninhos as abelhas utilizam materiais como: barro, cera, óleo, resina ou partes de plantas como folhas, gravetos secos e pétalas (Camillo 2000).

Dentre as espécies solitárias, aquelas que nidificam em cavidades preexistentes são as mais estudadas em razão da facilidade de amostrá-las, já que as fêmeas são atraídas a nidificarem em espaços tubulares preparados pelo homem, os chamados ninhos-armadilha (Krombein 1967; Garófalo 2000). Após a publicação por Krombein (1967) de um extenso trabalho sobre abelhas e vespas capturadas em ninhos-armadilha o uso dessa técnica se disseminou por várias regiões do mundo (Garófalo et al. 2004). No Brasil, uma década depois, estudos com ninhos-armadilha foram iniciados por Serrano & Garófalo (1978). Através desta técnica foi possível amostrar as espécies reprodutivamente ativas em um ambiente, excluindo aquelas que estejam somente transitando no local (Camillo et al. 1995; Morato & Campos 2000), além de obter dados sobre a abundância das abelhas, a arquitetura interna dos ninhos, materiais de construção utilizados, recursos fornecidos para as larvas, presença dos parasitas associados (Garófalo 2000; Morato & Campos 2000; Gazola & Garófalo 2009), alterações da qualidade ambiental e efeitos da fragmentação (Tschardt et al. 1998; Morato & Campos 2000; Steffan-Dewenter 2002). Informações como estas são fundamentais para que posteriormente seja possível manejar populações de abelhas que nidificam em tais substratos.

Estudos realizados no Brasil mostram que as espécies que nidificam nos ninhos-armadilhas se distribuem em três famílias: Apidae, com maior número de espécies

amostradas, seguidas por Megachilidae e Colletidae, respectivamente. (Garófalo et al. 2004) Espécies da família Apidae podem voar a longas distâncias nas matas tropicais em busca de recursos ecológicos utilizados na alimentação e construção dos ninhos, o que fazem dos representantes dessa família polinizadores importantes nos trópicos (Frankie et al. 1983; Roubik 1989).

De maneira geral, as abelhas dependem diretamente de uma ampla variedade de plantas que disponibiliza recursos florais necessários para a sua sobrevivência. Durante a coleta desses recursos, as abelhas desempenham um papel importante na natureza, a polinização. Os recursos florais são resinas e óleos, utilizados na construção de seus ninhos; compostos aromáticos, que podem estar associados à demarcação de território e/ou comportamento sexual; pólen, néctar e óleo que são utilizados como recursos alimentares. Dentre esses, os óleos florais, o pólen e o néctar constituem basicamente fontes importantes de lipídeos, proteínas e carboidratos, respectivamente, as quais são essenciais no desenvolvimento dos estádios larvais e na alimentação para os adultos (Cane 2001; Mincley & Roulston 2006).

O uso dos grãos de pólen como marcador natural permite uma análise qualitativa e quantitativa, o que possibilita avaliar de forma mais apurada a exploração dos recursos florais no campo, identificar espécies-chave de plantas que mantêm as abelhas e interpretar as redes de interações estabelecidas entre abelhas e plantas (Silva 2009; Aguiar et al. 2010; Silva et al. 2010). Conhecer as plantas-chave que mantêm as abelhas é de suma importância para a elaboração de planos de manejo e conservação em áreas com vegetação nativa e agrícola, podendo contribuir para ações que minimizem os impactos negativos gerados ao ambiente (Silva 2009).

A redução de ambientes naturais tem diminuído a biodiversidade (Murcia 1995; Turner 1996), e é considerada uma grande ameaça para as abelhas por causar a diminuição de sítios de nidificação e fontes de alimentos (Cane 2001; Donaldson et al. 2002). A redução das abelhas nos agroecossistemas é uma das principais causas da baixa produtividade, principalmente de espécies de plantas alógamas (Oliveira et al. 2005).

Assim como a maioria das formações vegetais, áreas de floresta higrófila não estão imunes a esses problemas. Também conhecida como floresta estacional semidecidual ribeirinha com influência fluvial permanente (Rodrigues 2004), floresta latifoliada higrófila, mata de brejo (Leitão-Filho 1982) ou simplesmente floresta higrófila (Toniato et al. 1998), esse tipo vegetacional caracterizado pelo solo encharcado permanentemente e distinto das

florestas ciliares periodicamente inundáveis (Toniato et al. 1998), possui importante função na proteção dos recursos hídricos (Joly 1992; Teixeira et al. 2008). Atualmente as florestas higrófilas encontram-se extremamente vulneráveis às ações antrópicas (Teixeira et al. 2008) sendo uma das formas de vegetação já bastante devastada no estado de São Paulo (Torres et al. 1994) desaparecendo progressivamente antes que possam ser estudadas (Gomes et al. 2006).

Com o intuito de compreender a estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em floresta higrófila neotropical e as interações estabelecidas com as plantas desse bioma, os objetivos específicos do presente estudo foram: 1) identificar as síndromes de polinização zoófilas e avaliar a distribuição espaço-temporal de recursos florais; 2) avaliar a estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e; 3) analisar a variação temporal na dieta e nas redes de interações entre abelhas e plantas em um fragmento de floresta higrófila.

Para isso, a dissertação foi estruturada em três capítulos:

I- Identificação das síndromes de polinização zoófilas e distribuição espaço-temporal de recursos florais em um fragmento de floresta higrófila neotropical: subsídio para manejo e conservação de polinizadores

II- Comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em uma floresta higrófila neotropical

III- Variação temporal na dieta das abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical

Referências Bibliográficas

- Aguiar CML, Dórea MC, Santos FAR, Santos RM, Almeida GF. 2010. Contribuições da entomopalinologia para o estudo das interações entre abelhas Centridini e plantas brasileiras. Pp. 288-292. In: Anais do IX Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto.
- Batra SWT. 1984. Solitary bees. Scientific American. 250: 120-127.
- Camillo E, Garófalo CA, Serrano JC, 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.
- Camillo, E. 2000. Biologia de *Tetrapedia curvitaris* em Ninhos-Armadilha (Hymenoptera, Apidae, Tetrapedini). Pp. 103-110. In: Anais do IV Encontro sobre abelhas. Ribeirão Preto.

- Cane JH. 2001. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Ecology* 5(1): 3.
- Donaldson J, Nanni I, Zachariades C. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16(5): 1267-1276.
- Frankie GW, Haber WA, Opler PA, Bawa KS. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. Pp. 411-447. In: *Handbook of Experimental Pollination Biology*. CE Jones, RJ Little (eds.). Van Nostrand Reinhold Co., Nova York. 558p.
- Garófalo CA, Martin CF, Alves dos Santos I. 2004. The Brazilian solitary bee species caught in trap nests. Pp. 77-84. In: B.M. Freitas, J.O. Pereira (eds.), *Solitary Bees, Conservation, Rearing and Management for Pollination*, Imprensa Universitária, Fortaleza.
- Garófalo CA. 2000. Comunidades de Abelhas (Hymenoptera:Apoidea) que utilizam ninhos-armadilhas em fragmentos de matas do estado de São Paulo. Pp. 121-128. In: *Anais do IV Encontro sobre abelhas*. Ribeirão Preto.
- Gazola AL, Garófalo CA. 2009. Trap-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) in forest fragments of the State of São Paulo, Brazil. *Genetics and Molecular Research* 8(2): 607-622.
- Gazola AL. 2003. Ecologia de abelhas e vespas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha em dois fragmentos de floresta estacional semidecidual no Estado de São Paulo. Tese (Doutorado em Entomologia). Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, Ribeirão Preto. 106p.
- Gomes PB, Válio IFM, Martins FR. 2006. Germination of *Geonoma brevispatha* (Arecaceae) in laboratory and its relation to the palm spatial distribution in a swamp forest. *Aquatic Botany* 85(1): 16-20.
- Joly CA. 1992. Biodiversity of gallery forest and its role in soil stability in the Jacaré-Pepira water, state of São Paulo, Brazil. Pp. 40-66. In: *Ecotones at the river basin scale global land/water interactions*. A Jensen (ed.). Proceedings of ecotones regional workshop Barmera: UNESCO/MAB.
- Krombein KV. 1967. *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates*. Smithsonian Press, Washington, DC. 570p.
- Leitão-Filho HF. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do estado de São Paulo. *Silvicultura em São Paulo* 16A(1): 197-206.
- Michener CD. 2007. *The bees of the world*. 2 ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 553p.
- Mincley RL, Roulston TH. 2006. Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. Pp. 69-98. In: *Specialization and Generalization in Plant- pollinator Interactions*. NM Waser, J Ollerton (eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Morato EF, Campos LAO. 2000. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em uma área da Amazônia Central. *Revista Brasileira de Zoologia*. 17 (2): 429-444.
- Murcia C. 1995. Edge effect in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2): 58-62.
- Oliveira PE, Augusto SC, Barbosa AAA, Silva CI, Yamoto M, Carvalho APGO, Alvarenga PE. 2005. Plano de manejo sustentável de *Xylocopa* ssp. (Apidae, Xylocopini), polinização e produção do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*) no Triângulo Mineiro. PROBIO-MMA, Uberlândia-MG.
- Rodrigues RR. 2004. Uma discussão nomenclatural das Formações Ciliares. Pp. 91-99. In: *Matas ciliares: conservação e recuperação*. R. R Rodrigues, HF Leitão-Filho (eds.) Edusp/ Fapesp, São Paulo.

- Roubik DW. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 514p.
- Serrano JC, Garófalo CA. 1978. Utilização de ninhos artificiais para o estudo bionômico de abelhas e vespas solitárias. *Revista Brasileira de Entomologia* 31: 237-241.
- Silva 2009 Silva CI. 2009. Distribuição espaço-temporal de recursos florais utilizados por *Xylocopa* spp. e interação com plantas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais). Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 283p.
- Silva CI, Mello AR, Oliveira PE. 2010a. A palinologia como uma ferramenta importante nos estudos das interações entre *Xylocopa* spp. e plantas no cerrado. Pp. 292-299. In: Anais do IX Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto.
- Steffan-Dewenter I. 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* 27(5): 631-637.
- Teixeira ADP, Assis MA, Siqueira FR, Casagrande JC. 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. *Wetlands Ecology and Management* 16(6): 451-461.
- Toniato MTZ, Leitão-Filho HF, Rodrigues RR. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21(2): 197-210.
- Torres RB, Matthes LAF, Rodrigues RR. 1994. Florística e estrutura do componente arbóreo de mata de brejo em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 17(2): 189-194.
- Tscharntke T, Gathmann A, Steffan-Dewenter I. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* 35(5): 708-719.
- Turner IM. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33(2): 200-209.

Capítulo I

Identificação das síndromes de polinização zoófilas e distribuição espaço-temporal de recursos florais em um fragmento de floresta higrófila neotropical: subsídio para manejo e conservação de polinizadores

Identificação das síndromes de polinização zoófilas e distribuição espaço-temporal de recursos florais em um fragmento de floresta higrófila neotropical: subsídio para manejo e conservação de polinizadores

Maurício Meirelles do Nascimento Castro, Milton Groppo & Cláudia Inês da Silva

Resumo: As áreas de floresta higrófila são reconhecidas fundamentais na manutenção e proteção dos recursos hídricos e da fauna aquática e terrestre associadas. São poucas as informações a respeito desse tipo de vegetação quanto à composição florística, disponibilidade de recursos florais e interações com a fauna, o que impede uma compreensão mais aprofundada da estrutura das comunidades. Neste estudo buscamos conhecer a composição florística, identificar as síndromes de polinização zoófilas e analisar a distribuição espaço-temporal de recursos florais em um fragmento de floresta higrófila neotropical, no município de Guatapar, estado de So Paulo, Brasil. Para tanto, foi demarcado uma transeo de 1000 m por 10 m de cada lado, totalizando 2 ha, a qual foi percorrida mensalmente, entre agosto de 2010 a julho de 2012, para a coleta de espcies da flora local considerando toda a estratificao vertical. Entre agosto de 2011 e julho de 2012, concomitantemente ao levantamento florstico, foram contabilizados os indivduos de cada espcie vegetal em florao a fim de estimar a distribuio espao-temporal dos recursos florais (plen, nctar e leo) disponveis aos polinizadores. No total foram identificadas 92 espcies de plantas distribudas em herbceas (n=41), arbreas (23), lianas (18), arbustivas (8) e epfitas (2). A melitofilia foi a sndrome de polinizao predominante, compreendendo 73% de todas as espcies amostradas na rea, seguida pela ornitofilia (11,83%). A maioria das espcies floresceu durante a estao seca, porm em relao a abundncia de indivduos houve um pico tanto na estao seca (julho), quanto na chuvosa (dezembro). Ao analisar a distribuio dos recursos florais na estratificao vertical, tanto o plen quanto o nctar estiveram disponveis em todos os estratos ao longo de todo o ano, porm de forma heterogenia. A heterogeneidade espacial na disponibilidade de recursos florais contribui no somente para a manuteno da comunidade de polinizadores na floresta higrfila estudada, como tambm do seu entorno, por permitir que os mesmos tenham acesso a recursos florais ao longo de todo o ano.

Palavras-chave: plen, nctar, fenologia, estratificao vertical, melitofilia, levantamento florstico

Abstract: Areas of hygrophilous (swamp) forest are considered to be fundamental in the maintenance and protection of water resources and the aquatic and terrestrial fauna associated with it. Little information about this type of vegetation is known regarding the floristic composition, availability of floral resources and interactions with wildlife, which restrain a deeper understanding of community structure. In this study we aim to know the floristic composition, to identify the zoophilous pollination syndromes and to analyze the spatial and temporal distribution of floral resources in a fragment of Neotropical hygrophilous forest in the municipality of Guatapar, state of So Paulo, Brazil. To do so, a transect of 1000 m by 10m was established on each side, totaling 2 ha, which was walked monthly from August 2010 to July 2012, for the collection of species of local flora considering all vertical stratification. Between August 2011 and July 2012, in addition to the floristic survey, was counted the flowering in individuals of each plant species in order to assess the spatial and temporal distribution of floral resources (pollen, nectar and oil) available to pollinators. A total, of 92 plant species distributed in herbs (n=41), trees (23), lianas (18), shrubs (8) and epiphytes (2) were identified. The melittophily was the predominant pollination syndrome, containing 73% of all species in the area followed by ornithophily (11.83%). Most species flowered during the dry season, but in relation to individuals abundance there was a peak in the dry (July), as well as in the wet season (December). Considering the distribution of floral resources in vertical stratification both, the pollen and the nectar, were available in all strata throughout the year, however in a heterogeneous manner. The spatial heterogeneity contributes to the maintenance of pollinator community in the hygrophilous forest studied and its surroundings by allowing them to have access to important floral resources throughout the year.

Keywords: pollen, nectar, phenology, vertical stratification, melittophily, floristic survey

1. Introdução

As áreas de floresta higrófila são reconhecidamente fundamentais na manutenção e proteção dos recursos hídricos (Toniato et al. 1998; Teixeira et al. 2008), da fauna aquática e terrestre associadas (Teixeira & Assis 2009). Esse tipo de formação vegetal, assim como a maioria dos biomas que ocorrem no Brasil, encontra-se distribuída de forma fragmentada, resultado de ações antrópicas, principalmente relacionadas à expansão imobiliária e agrícola (Marques et al. 2003; Teixeira & Assis 2005).

A fragmentação de habitats é uma das causas principais na redução da biodiversidade (Baillie et al. 2004; Hagen et al. 2012). Atualmente, a floresta higrófila tem chamado a atenção de ecólogos, biólogos e ambientalistas. Entretanto, são poucas as ações para a preservação dessa vegetação. Em parte pela falta de informação, no que se refere à composição florística, fenologia de floração e interações com a fauna (Torres et al. 1994; Gomes et al. 2006). Essa falta de informação é um dos principais aspectos negativos na elaboração de planos de manejo e conservação da flora e da fauna. Para mudar esse cenário são necessários mais estudos sobre a composição florística somada ao conhecimento das interações com a fauna. Por exemplo, o conhecimento sobre os agentes polinizadores e dispersores permitem compreender melhor a estrutura e a organização das comunidades, bem como a dinâmica do processo de regeneração, fornecendo assim subsídios para o desenvolvimento de estratégias de manejo e conservação (Silva 2009; Silva et al. 2012; Silva et al. *in press*, Alves-dos-Santos et al. *in press*).

Um dos serviços ecossistêmicos importantes para a sua manutenção é a polinização (Hagen et al. 2012). A polinização cruzada está diretamente relacionada ao sucesso reprodutivo de muitas espécies vegetais, promovendo além da fecundação o aumento na diversidade genética (Bawa 1974). Mesmo em plantas capazes de se autofecundarem a presença de polinizadores bióticos pode ser benéfica, pois aumenta a transferência de pólen para o estigma (Rizzardo 2007) e como consequência promove uma maior quantidade e qualidade de frutos (Veddelar et al. 2008) e de sementes por planta (Ricketts et al. 2008).

Dentre as síndromes de polinização, a zoofilia é predominante na maioria dos biomas terrestres, sendo mais bem representada pela melitofilia (Bawa et al. 1985; Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988; Silva & Torezan-Silingardi 2010; Silva et al. 2012). Grande parte dos estudos feitos sobre as síndromes de polinização contempla apenas os estratos arbóreos e arbustivos (Spina et al. 2001; Kinoshita et al. 2006). Entretanto, em estudos sobre comunidades, a exclusão de espécies herbáceas, lianas e epífitas pode acentuar diferenças

entre nichos (Roth 1987). Isso leva a uma subestimativa da riqueza de polinizadores e suas interações com as plantas (Kinoshita et al. 2006; Yamamoto et al. 2007), já que muitos apresentam adaptações comportamentais à determinadas condições microclimáticas, que mudam nas florestas de acordo com a estratificação vertical (Smith 1973). Um estudo recente desenvolvido no cerrado por Silva et al. (2012), mostrou que o número de plantas polinizadas por abelhas nas áreas estudadas aumentou consideravelmente ao incluir os hábitos e formas de vida em toda a estratificação vertical.

Sabendo que a composição florística determina os padrões de distribuição de recursos florais atrativos aos visitantes e polinizadores (Silva et al. 2012), é importante considerar também a estratificação vertical em estudos sobre a fenologia de floração e distribuição de recursos florais (Silva 2009). Muitas espécies que ocupam diferentes estratos podem florescer de maneira assincrônica, como observado por Silva (2009) para a família Malpighiaceae, por exemplo. Essa heterogeneidade espacial atua diretamente na variação temporal da disponibilidade de recursos florais que atraem e mantêm os polinizadores (Silva 2009; Aleixo 2013).

Considerando a importância da floresta higrófila e o pouco conhecimento sobre esse bioma, o objetivo geral desse trabalho foi identificar as síndromes de polinização zoófilas e analisar a distribuição espaço-temporal de recursos florais em um fragmento de floresta higrófila neotropical, no município de Guatapar, estado de So Paulo, Brasil. Como objetivos especficos: inventariar as espcies de plantas em florao e suas respectivas sndromes de polinizao; determinar os recursos florais disponibilizados pelas plantas que so atrativos aos polinizadores e; avaliar a distribuio dos recursos florais em uma escala espaço-temporal com nfase nas espcies de plantas melitfilas.

2. Material e Mtodos

2.1. rea de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de floresta higrfila neotropical, situada na Reserva Particular do Patrimnio Natural Toca da Paca (RTP) (2127'28"S e 4805'13"W e altitude mdia de 510m). A RTP ocupa uma rea de 187 ha pertencente  Fazenda Boa Vista, a qual est localizada no municpio de Guatapar, So Paulo, Brasil (Fig. 1). Nessa reserva ocorre predominantemente a fitofisionomia de floresta higrfila. Em razo da proximidade do lenol fretico com a superfcie do solo, bem como da influncia da cheia do rio Mogi, essa

área é naturalmente formada por manchas de vegetação adaptada a solos encharcados permanentemente ou durante a maior parte do ano.

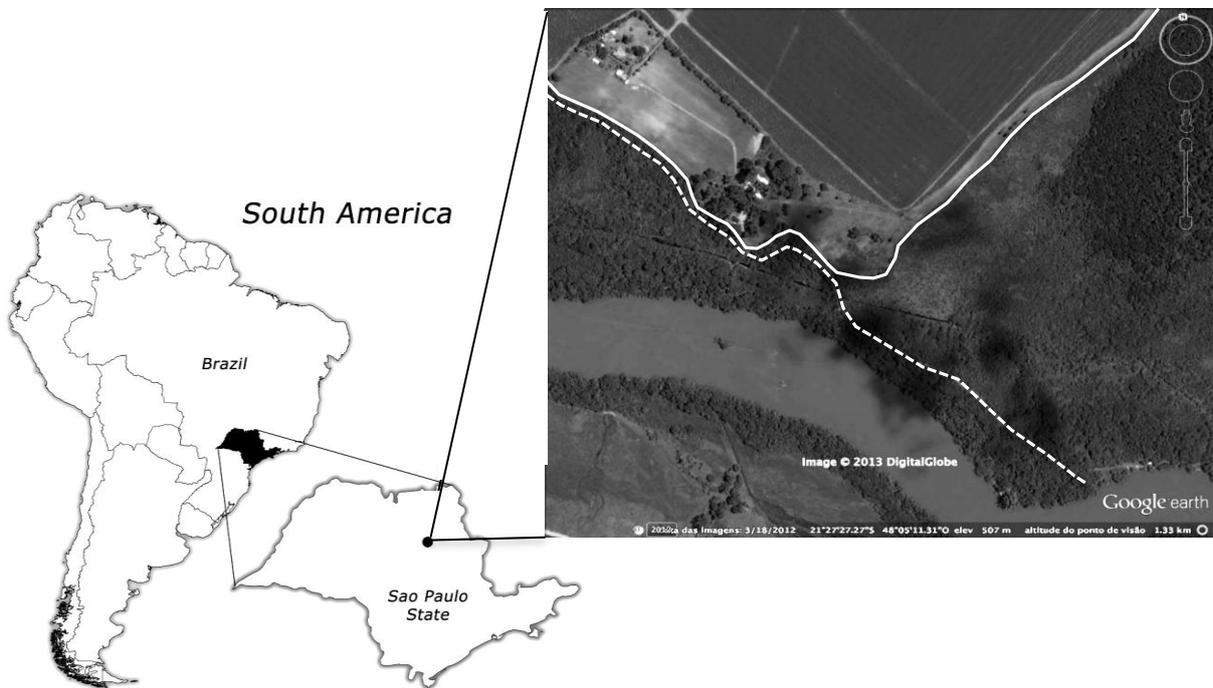


Figura 1. Localizao da rea estudada no municpio de Guatapar, Estado de So Paulo, Brasil. A linha cheia delimita a vegetao nativa que compe a floresta higrfila. A linha pontilhada representa a transeo onde foram amostradas as espcies de plantas em florao no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.

Segundo o sistema de classificao de Kppen (1948), a regio apresenta o clima do tipo Aw, tendo duas estaoes bem definidas: uma fria/seca e outra quente/chuvosa. Na estao fria e seca a temperatura mdia durante o perodo de estudo variou de 18,2 a 24,3 °C. A precipitao total para o perodo foi de 892,5 mm. Na estao quente e chuvosa a temperatura mdia variou de 23,6 a 26,6 °C, com uma precipitao total de 2291 mm (Fig. 2).

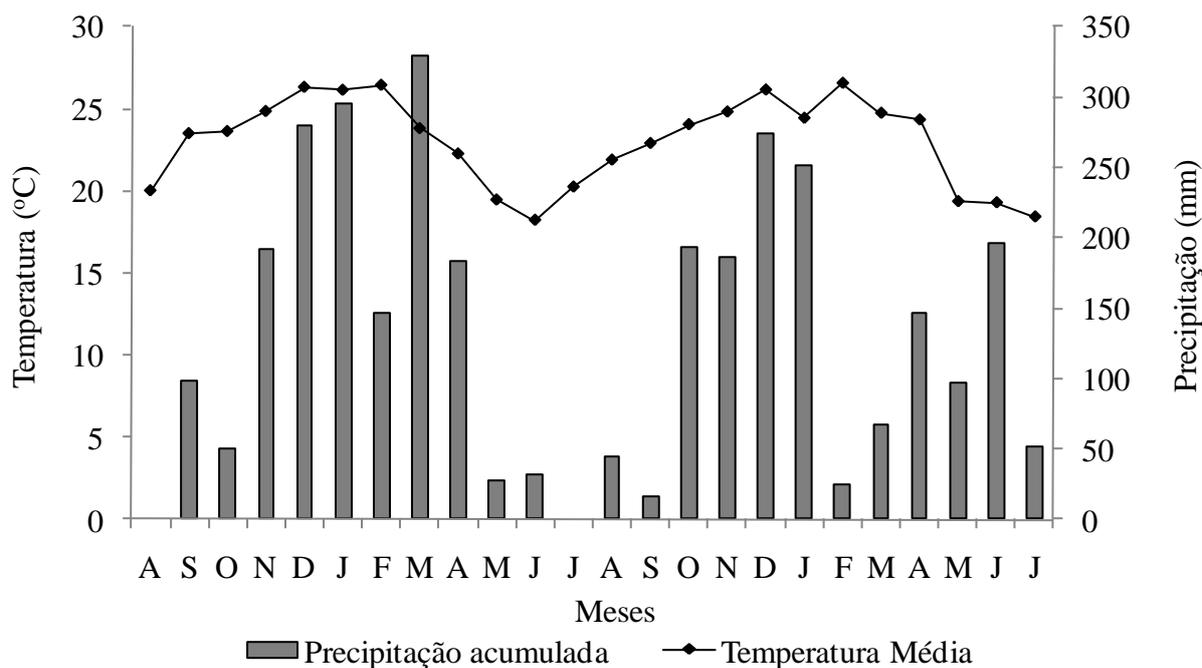


Figura 2. Distribuio da temperatura mdia (C) e precipitao acumulada mensal (mm) na floresta higrofila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. Fonte: Prefeitura de Guatapar.

2.2. Composio florstica e distribuio das sndromes de polinizao na estratificao vertical

As espcies de plantas foram amostradas ao longo de uma transeo de 1000 m por 10 m de cada lado, totalizando 2 ha. Mensalmente, durante o perodo de agosto de 2010 a julho de 2012, foram amostradas as espcies vegetais em florao, considerando a estratificao vertical segundo o hbito e forma de vida (arbreo, arbustivo, herbceo, liana e epfita), como sugerido por Silva et al. (2012). As plantas foram posicionadas em famlias seguindo o sistema (Angiosperm Phylogeny Group) APG III (Chase & Reveal 2009). O material testemunho das plantas amostradas se encontra depositado no Herbrio do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP (Herbrio SPFR), que foi tambm o herbrio primrio para consultas.

Para cada espcie de planta amostrada foi determinada a sua sndrome de polinizao seguindo a classificao proposta por Faegrie & van der Pijl (1979), a qual leva em considerao os caracteres morfolgicos das flores como tamanho, simetria, forma, cor, antese e odor. Conjuntamente, as espcies vegetais amostradas na rea foram classificadas por

síndromes de polinização de acordo com as informações disponibilizadas na literatura sobre a ecologia da polinização, biologia reprodutiva e biologia floral.

2.3. Fenologia de floração e distribuição espaço-temporal dos recursos florais

Durante o segundo ano de estudo, no período de agosto de 2011 a julho de 2012, ao percorrer a transeção para a obtenção dos dados sobre as espécies em floração, foi também contado o número de indivíduos por espécie, para estimar a disponibilidade de recursos florais atrativos para as abelhas na comunidade estudada.

Para avaliar a distribuição espaço-temporal dos recursos florais, considerando toda a estratificação vertical (espacial) e os meses durante o segundo ano de estudo (temporal), as espécies em floração amostradas foram classificadas quanto ao principal recurso floral atrativo aos visitantes florais (pólen, néctar, óleo). As espécies de plantas que disponibilizaram somente um recurso floral como principal atrativo para as abelhas foram analisadas de acordo com este recurso principal (P= pólen, N= néctar ou O= óleo). As plantas que disponibilizaram dois recursos atrativos na mesma flor (PN= pólen+néctar; PO= pólen+óleo) foram analisadas em conjunto com aquelas que disponibilizaram apenas os recursos P, N ou O, sendo, portanto, contabilizadas duas vezes nas análises (Fig. 3).

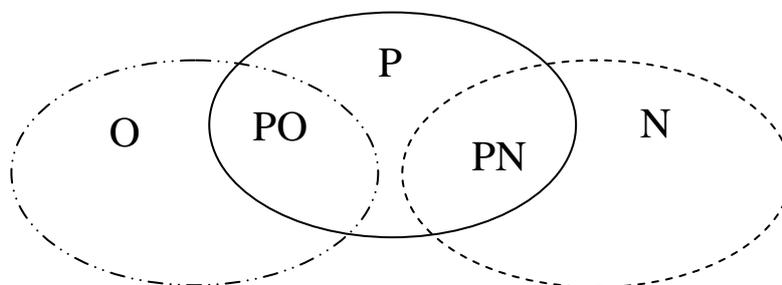


Figura 3. Classificação das espécies vegetais segundo o principal recurso floral atrativo aos visitantes florais.

2.4. Análise de dados

A analisar a distribuição das espécies e indivíduos em floração foi analisada estatisticamente pelo teste de uniformidade de Rayleigh (Z) para distribuição circular (Zar 1999). Esta análise foi feita no software Oriana 4.0 (Kovach 2012), que converte as frequências de floração em ângulos, com intervalos de 30° sendo o primeiro correspondente a

janeiro e o último intervalo (330° - 360°) ao mês de dezembro. Após a conversão foi calculado o ângulo médio (a) para a frequência de floração e a concentração (r) deste evento ao redor do ângulo médio, que corresponde à data média de ocorrência do evento. As hipóteses foram: H_0 = as espécies em floração estão distribuídas uniformemente ao longo de todo ano e consequentemente não há sazonalidade; H_1 = as espécies em floração não estão distribuídas uniformemente ao longo do ano e consequentemente há sazonalidade. Se H_1 for verdadeiro, ou seja, ($p < 0,05$), a intensidade da concentração de floração ao redor do ângulo médio, denotada por (r), pode ser considerada a medida do grau de sazonalidade. O valor de (r) varia de 0 quando a distribuição do evento ocorre uniformemente ao longo do ano e igual a 1 quando a distribuição concentra-se ao redor de um único mês (Morellato et al. (2000)).

3. Resultados

3.1. Composição florística e distribuição das síndromes de polinização na estratificação vertical

No total foram identificadas 92 espécies de plantas pertencentes a 70 gêneros em 39 famílias (Tabela 1). Essas espécies foram amostradas em toda a estratificação vertical: herbáceo (41 espécies), arbóreo (23), liana (18), arbustivo (8), epífitas (2) (Tabela 1). As famílias mais representativas em número de espécies foram Convolvulaceae e Leguminosae, com nove espécies cada, seguida por Asteraceae e Malvaceae (8 espécies), Rubiaceae e Solanaceae (5) e, por fim, Euphorbiaceae, Lamiaceae, Melastomataceae e Polygalaceae (3). As 29 famílias restantes foram representadas por apenas uma ou duas espécies (Tabela 1 e Fig. 4).

Tabela 1. Continuação

Cód.H.	Cód.P	Família	Espécie	Ha/Fv	PRD	SinPol	Referência	2011					2012						
								A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J
14646	299	Rhamnaceae	<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	arb	po; ne	mel	*												
14587	248	Rubiaceae	<i>Genipa americana</i> L.	arb	po; ne	mel	10												
14658	189		<i>Manettia cordifolia</i> Mart.	lia	po; ne	orni	6												
14681	101		<i>Palicourea croceoides</i> Ham.	arbus	po; ne	orni	33												
-	110		Rubiaceae sp. 1	herb	ne	mel	*												
-	207		Rubiaceae sp. 2	arbus	po; ne	faleo	*												
13690	229	Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	arb	po; ne	mio	2, 3, 24												
13638	157	Sapindaceae	<i>Paullinia elegans</i> Cambess.	lia	po; ne	mel	*												
14651	230		<i>Serjania lethalis</i> A. St.-Hil.	lia	po; ne	mel	22												
14676	211	Scrophulariaceae	<i>Buddleja brasiliensis</i> Jacq. ex Spreng.	herb	po; ne	mel	*												
14743	1013	Solanaceae	<i>Solanum americanum</i> Mill.	herb	po	mel	4, 11												
14650	295		<i>Solanum mauritanum</i> Scop.	arb	po	mel	4												
14630	247		<i>Solanum palinacanthum</i> Dunal	arbus	po	mel	4												
14744	1014		<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam.	herb	po	mel	*												
14745	1015		<i>Solanum viarum</i> Dunal	herb	po	mel	*												
-	106	Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	arbus	po; ne	psic	13, 17, 30												
14682	102		<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl	herb	ne	psic	*												
-	1022	Indet 1	-	arbus	-	-	*												
-	1025	Indet 2	-	lia	-	-	*												

1- Alves & Freitas (2006); 2- Barbosa & Sazima (2008); 3- Borges (2000); 4- Buchmann & Cane (1989); 5- Chaves et al. (2007); 6- Consolaro et al. (2005); 7- Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006); 8- Heard (1999); 9- Kay et al. 2005; 10- Kimmel at al. (2010); 11- Kinoshita et al. (2006); 12- Krug & Mendes (1942); 13- Lemes et al. (2008); 14- Lenza & Oliveira (2005); 15- Machado & Sazima (1987); 16- Machado & Semir (2006); 17- Maia-Silva et al. (2012); 18- Maimoni-Rodella & Yanagizawa (2007); 19- Marques & Lemos-Filho (2008); 20- Mellazo & Oliveira (2012); 21- Mendonça & Anjos (2005); 22- Modro et al. (2011); 23- Nogueira-Neto (2002); 24- Oliveira & Paula (2001); 25- Oliveira (1996); 26- Passos (2005); 27- Paulino-Neto & Oliveira (2006); 28- Santos et al. (2009); 29 - Silva et al. (2012); 30- Soares et al. (2012); 31- Souza & Moscheta (2000); 32- Steiner et al. (2010); 33- Taylor (1997); 34- Yamamoto et al. (2007).

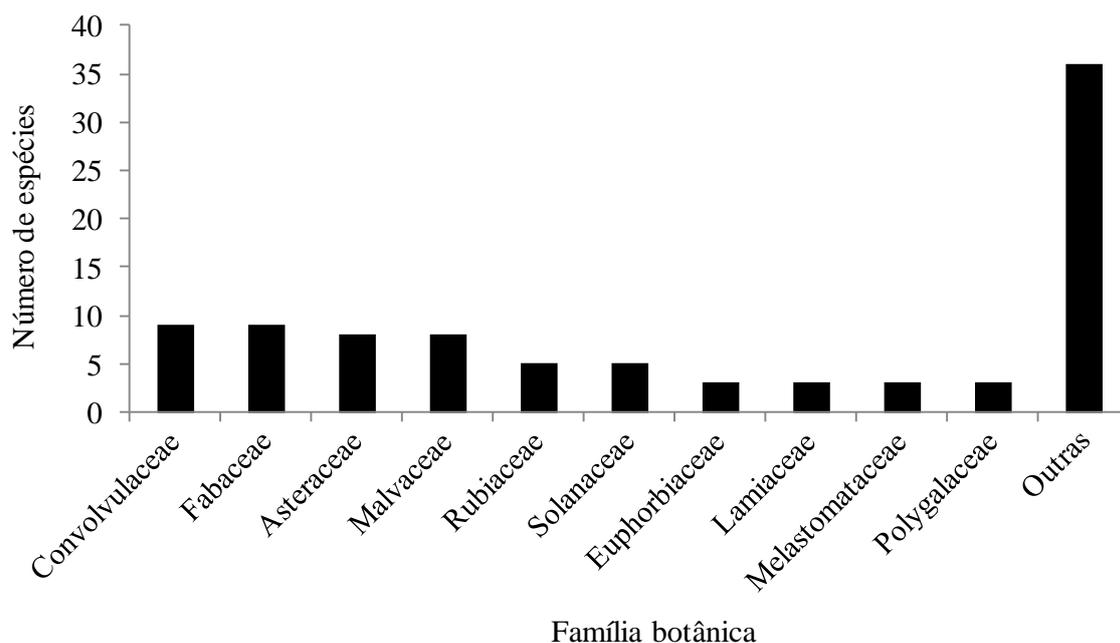


Figura 4. Número de espécies de plantas encontradas em cada família botânica na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto 2010 a julho de 2012.

Dentre as sndromes de polinizao, a melitofilia foi a mais bem representada, correspondendo a 73,12% de todas as espcies amostradas na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca (Fig. 5). Quando analisada a distribuio das sndromes de polinizao na estratificao vertical, a melitofilia esteve representada em todos os hbitos e formas de vida, com exceo das espcies epfitas (Tabela 2). A ornitofilia foi a segunda sndrome de polinizao mais bem representada, sendo encontrada em toda a estratificao vertical, com exceo do estrato arbustivo. As sndromes miofilia, cantarofilia e quiropterofilia estiveram representadas apenas no estrato arbreo (Tabela 2).

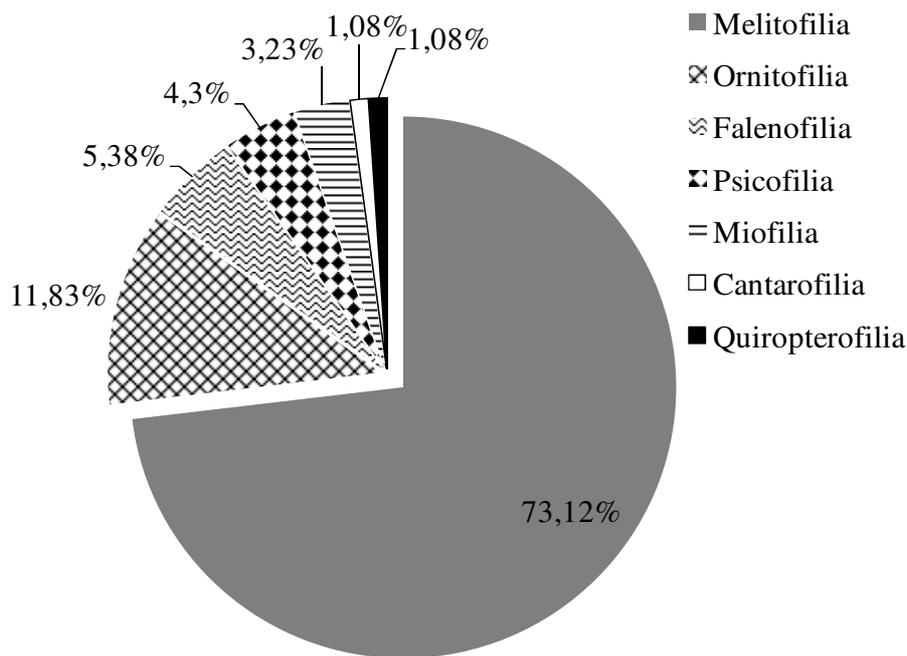


Figura 5. Síndromes de polinização identificadas na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2011 a julho de 2012.

Tabela 2. Sndromes de polinizao distribudas, em porcentagem, em cada um dos estratos represenados na floresta higrofila, na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP no perodo de agosto de 2011 a julho de 2012.

Sndrome de polinizao	Hbito/Forma de vida				
	Arboreo	Arbustivo	Herbceo	Liana	Epfita
Melitofilia	61,54	66,67	76,19	88,24	50
Ornitofilia	3,85	0	16,67	11,76	50
Falenofilia	15,38	16,67	0	0	0
Psicofilia	0	16,67	7,14	0	0
Miofilia	11,54	0	0	0	0
Cantarofilia	3,85	0	0	0	0
Quiropterofilia	3,85	0	0	0	0

3.2. Fenologia de floração e distribuição espaço-temporal dos recursos florais com ênfase nas plantas melitófilas

De maneira geral, foram encontradas espécies em floração ao longo de todo o período estudado, porém com maior concentração durante a estação seca, com pico de espécies floridas em julho (Fig. 6A). Quando analisado o número de indivíduos, foi observado uma concentração na floração no início da estação chuvosa, com pico de indivíduos floridos em dezembro (Fig. 6B). O mesmo padrão se repetiu quando analisada a comunidade de plantas melitófilas.

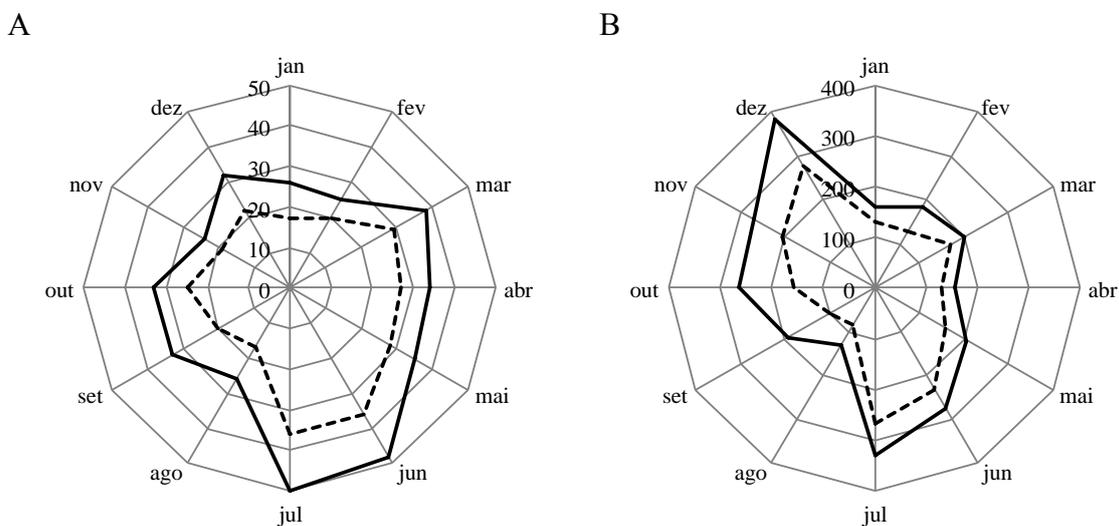


Figura 6. Distribuição mensal das espécies e indivíduos em floração na Reserva Toca da Paca, no período de agosto de 2011 a junho de 2012. Total de espécies (A) e indivíduos (B) amostrados na área —; apenas as plantas melitófilas - - - - -.

As espécies mais frequentemente observadas em floração ao longo do ano foram *Croton floribundus*, *Erythrina crista-galli*, *Palicourea croceoides*, *Sida rhombifolia*, *Emilia sonchifolia*, *Ipomoea cairica* e *Desmodium uncinatum*. (Tabela 1)

Quanto à distribuição das espécies melitófilas na estratificação vertical, foi possível verificar uma variação no número de espécies em floração entre os estratos ao longo do período estudado (Fig. 7). A distribuição dos indivíduos em floração nas espécies herbáceas, por exemplo, foi sazonal ($Z=6,65$; $r=0,212$; $p<0,05$), apresentando um aumento acentuado no número de espécies em floração na transição entre a estação chuvosa e seca e durante toda a

estação seca, com pico de floração em junho (Fig. 7). Diferentemente, foi observada uma uniformidade na distribuição de indivíduos das espécies em floração, tanto no estrato arbóreo ($Z=0,888$; $r=0,113$; $p=0,412$), quanto no estrato arbustivo ($Z=0,345$; $r=0,106$; $p=0,711$). As lianas apresentaram mais espécies em floração durante a estação seca, entretanto não foi caracterizado um padrão sazonal ($Z=1,188$; $r=0,202$; $p=0,153$). As epífitas amostradas na área estudada foram representadas por seis indivíduos de uma única espécie de Orchidaceae que floresceram apenas em julho e agosto ($Z=7,774$; $r=0,986$; $p<0,005$) (Fig. 7).

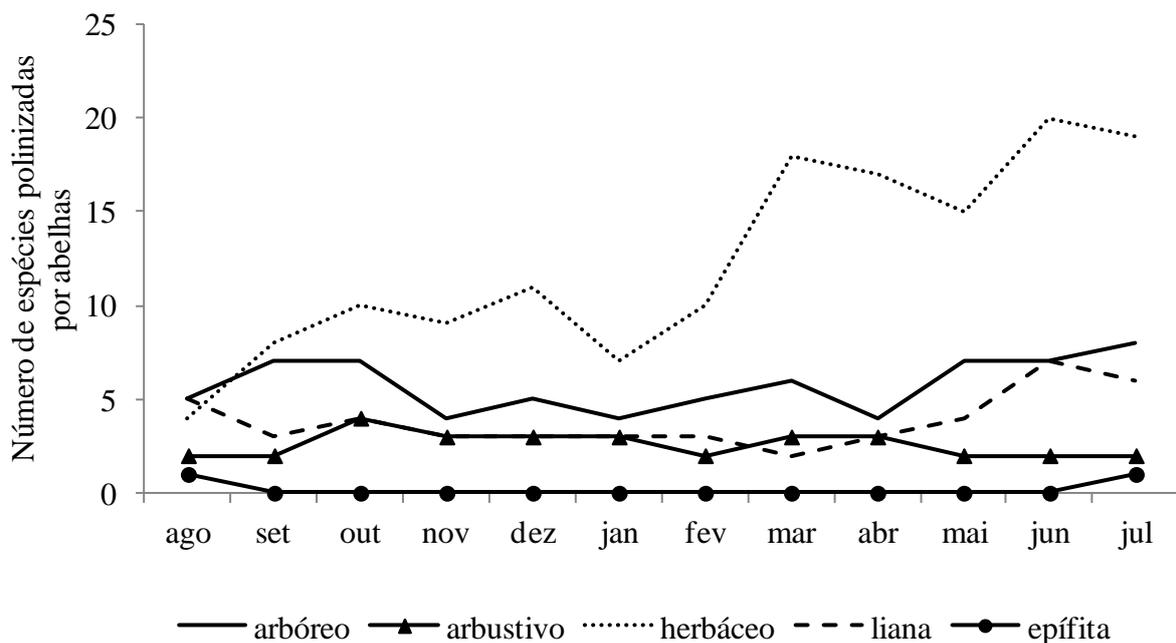


Figura 7. Distribuição na estratificação vertical das espécies melitófilas que floresceram na Reserva Toca da Paca entre agosto de 2011 e julho de 2012.

Quando analisados os recursos florais mais abundantes para a atração das abelhas (pólen e néctar) na floresta higrófila, também foi observada uma variação na distribuição desses ao longo de todo o período estudado. O recurso floral pólen não apresentou distribuição sazonal ($Z=0,058$; $r=0,005$; $p=0,944$). Enquanto que o néctar apresentou sazonalidade ($Z=3,432$; $r=0,052$; $p<0,05$), com data média em março e pico em dezembro. Na transeção estudada não foram identificadas espécies que disponibilizaram óleos florais.

Ao analisar a distribuição dos recursos florais na estratificação vertical, foi constatado que tanto o pólen quanto o néctar estiveram disponíveis em todos os estratos, com o período de maior concentração para determinado recurso variando entre eles (Tabela 3 e Fig. 8).

Houve sazonalidade na distribuição do pólen em todos os estratos (Tabela 3), sendo as espécies herbáceas as responsáveis pelo maior número de indivíduos disponibilizando recurso floral durante todo o período estudado (Fig. 8A), com pico de disponibilidade em junho e julho (Tabela 3). As espécies *Commelina diffusa*, *Desmodium muncinatum*, *Eupatorium maximiliani* generic, *Mikania cordifolia*, *Solanum americanum*, *Solanum sisymbriifolium* e *Tridax procumbens* foram responsáveis pelo pico de disponibilidade de pólen no estrato herbáceo, correspondendo juntas a 72,43% de todos os indivíduos desse estrato que floresceram nesse período.

As espécies arbóreas representaram o segundo estrato com o maior número de indivíduos disponibilizando pólen. A data média de disponibilidade de pólen no estrato arbóreo foi observada em novembro (Tabela 3) e pico de floração na estação chuvosa (dezembro) (Fig. 8A). Nesse estrato *Croton floribundus* e *Miconia jucunda* foram as principais responsáveis pelo pico de dezembro.

A distribuição do néctar também foi sazonal em todos os estratos (Tabela 3 e Fig. 8B). O estrato herbáceo também representou o maior número de indivíduos disponibilizando o néctar. Nesse estrato a data média de distribuição do néctar ocorreu em maio, com pico de disponibilidade em março (Tabela. 3B e Fig. 8B). Nesse período, *Hyptis suaveolens*, *Gomphrena celosioides*, Rubiaceae sp. 1, *Polygonum stelligerum*, *Polygonum hydropiperoides* e *Pontederia cordata* foram as espécies mais abundantes, correspondendo juntas a 77,14% dos indivíduos que disponibilizaram o néctar.

As espécies arbóreas, novamente corresponderam ao segundo estrato mais representativo na disponibilidade de néctar. A data média foi observada em fevereiro e o pico de disponibilidade de néctar nesse estrato ocorreu em dezembro (Fig. 8B), sendo a floração em massa do *Croton floribundus* a responsável pelo pico.

A maioria dos indivíduos representantes das espécies de lianas disponibilizou tanto o pólen quanto o néctar nas mesmas flores, por essa razão não foi possível visualizar diferenças nos histogramas circulares (Figs. 8A e B). Durante os picos de floração, que ocorreram em agosto e novembro, as espécies mais abundantes foram *Ipomoea cairica*, *Doliocarpus dentatus* e *Paullinia elegans*.

Tabela 3. Resultados do teste de uniformidade de Rayleigh (Z) para distribuição circular dos recursos florais disponibilizados para as abelhas na estratificação vertical na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, entre agosto de 2011 a julho de 2012.

Teste	Plen			
	Arboreo	Arbustivo	Herbceo	Liana
Observaes (N)	615	125	1053	224
Data mdia (a)	novembro	dezembro	maio	outubro
Concentrao (r)	0,108	0,286	0,136	0,267
Teste de Rayleigh (Z)	7,14	10,192	19,532	15,923
Teste de Rayleigh (p)	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05
	Nctar			
	Arboreo	Arbustivo	Herbceo	Liana
Observaes (N)	386	70	607	226
Data mdia (a)	fevereiro	janeiro	maio	outubro
Concentrao (r)	0,159	0,237	0,168	0,273
Teste de Rayleigh (Z)	9,702	3,934	17,155	16,867
Teste de Rayleigh (p)	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05

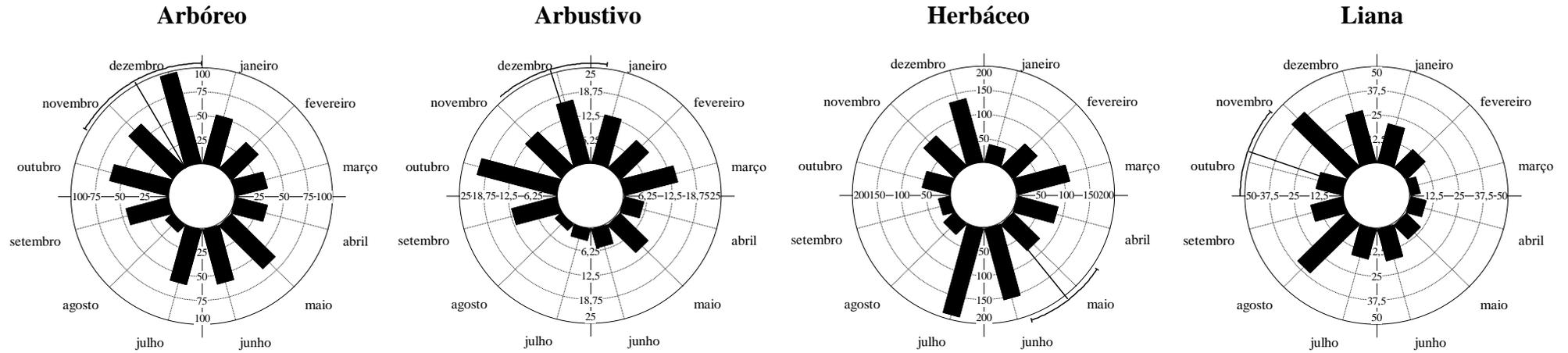
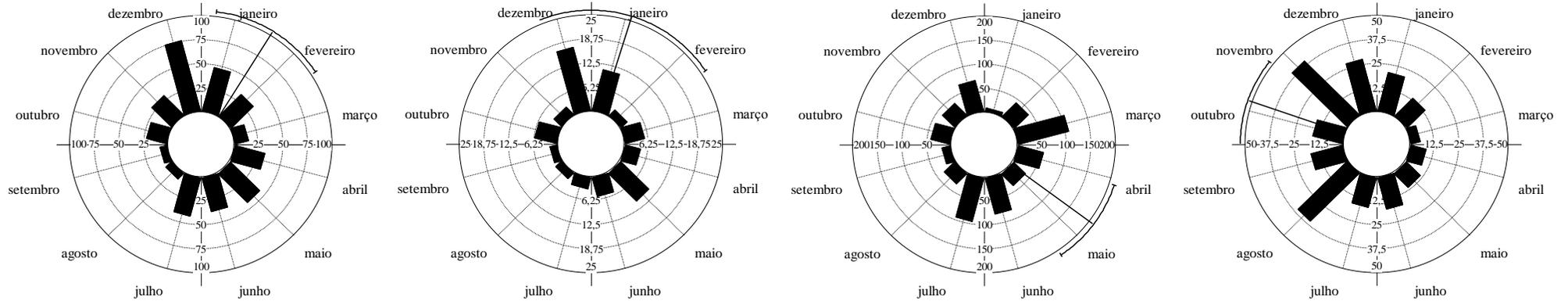
A**B**

Figura 8. Distribuição temporal dos recursos florais atrativos para as abelhas na estratificação vertical na floresta higrófila, na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2011 a julho de 2012. **(A)** Polen; **(B)** Nectar.

4. Discussão

A floresta higrófila neotropical da RTP apresenta uma riqueza de espécie superior ao descrito em outras áreas estudadas (Torres et al. 1994; Costa et al. 1997; Toniato et al. 1998; Marques et al. 2003; Teixeira & Assis 2005) no qual o número máximo obtido foi de 51 espécies (Marques et al. 2003) e o mínimo de 31 (Torres et al. 1994; Costa et al. 1997). Isso se deve provavelmente, ao fato de que nesses estudos, os autores consideraram apenas os estratos, arbóreo e arbustivo. Assim como Silva et al. (2012) para o cerrado, ao incluirmos no presente estudo todos os hábitos e formas de vida na estratificação vertical, houve um aumento expressivo na riqueza de plantas quando comparada às outras áreas de floresta higrófila estudadas (Marques et al. 2003; Teixeira & Assis 2005).

As famílias botânicas mais representativas na área estudada foram também representativas em outros levantamentos fitossociológicos feitos em floresta higrófila (Ivanauskas et al. 1997; Toniato et al. 1998; Marques et al. 2003). Dentre tais famílias, Euphorbiaceae também foi descrita por Teixeira & Assis (2005) e Marques et al. (2003) como a mais comumente encontrada nesse tipo de vegetação encharcada. *Croton floribundus*, a espécie mais abundante na área estudada, é considerada uma espécie pioneira e de crescimento rápido (Abdo & Paula 2006), características que favorecem seu estabelecimento e sobrevivência em áreas abertas. Além do elevado número de indivíduos de *C. floribundus* a sua floração contínua, praticamente ao longo de todo o período estudado, contribui de maneira importante com a disponibilidade de pólen e néctar para a manutenção da comunidade de polinizadores na área estudada.

A família Leguminosae também foi a segunda mais representativa em riqueza no levantamento feito por Marques et al. (2003). Nessa família, *Erythrina crista-galli* foi uma das espécies mais importantes na área estudada, com o período de floração mais longo, sendo representada por muitos indivíduos floridos. Essa planta que ocorre naturalmente em terrenos muito úmidos desde o Maranhão até o Rio Grande do Sul (Gratieri-Sossella et al. 2008) possui uma coloração vermelha vistosa e disponibiliza o néctar como o principal recurso floral atrativo aos visitantes, principalmente para beija-flores e abelhas (Gratieri-Sossella 2005).

A dominância de plantas melitófilas na área estudada era esperada, uma vez que nos trópicos as abelhas são os mais importantes polinizadores. Em regiões neotropicais o número de espécies vegetais polinizadas primariamente ou secundariamente por abelhas pode ultrapassar 80% em florestas tropicais úmidas (Bawa et al. 1985) e a mais de 85% em áreas de

cerrado sentido restrito (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988; Silva et al. 2012). Mesmo quando analisadas separadamente por hábito ou formas de vida na estratificação vertical, as espécies melitófilas foram predominantes em todos, exceto nas epífitas, evidenciando assim, a importância da floresta higrófila na manutenção das comunidades de abelhas.

As espécies melitófilas estiveram bem representadas em todos os estratos, em diferentes proporções, chegando a apresentar uma dependência por abelhas em mais de 88% nas lianas. Segundo Silva et al. (2012) as espécies de lianas polinizadas exclusivamente ou principalmente por abelhas representaram até 100% em áreas de cerrado. Tal fato reforça a importância de se considerar todos os estratos vegetais em estudos sobre florística, síndromes, sistemas de polinização e comunidade de polinizadores (Silva et al. 2012; Aleixo 2013). Isso porque os recursos necessários para a manutenção das populações de polinizadores encontram-se distribuídos nos mais diferentes hábitos e estratos nas comunidades vegetais (Silva 2009; Aleixo 2013). Em áreas de floresta estacional semidecidual também foi observada uma alta ocorrência de plantas polinizadas por abelhas, em diferentes proporções nos estratos estudados (Kinoshita et al. 2006; Yamamoto et al. 2007).

Além da variação na distribuição espacial das síndromes de polinização esse estudo mostrou que nos diferentes estratos as plantas apresentam picos de floração em épocas distintas ao longo do ano. Essa variação espaço-temporal na floração também foi registrada no cerrado por Batalha & Martins (2004) para espécies herbáceas e lenhosas e por Silva (2009) considerando toda a estratificação vertical. Segundo esses autores, essa heterogeneidade temporal na disponibilidade de recursos florais favorece a manutenção dos polinizadores. Recentemente, um estudo mostrou que a distribuição temporal de recursos florais determina o padrão de forrageamento em abelhas sem ferrão (Aleixo 2013).

A maior concentração de espécies em floração na área estudada observada na estação seca pode ser explicada, em parte, pela alta umidade contida no solo, mesmo nos períodos de ausência ou baixa precipitação, o que permite que a vegetação mantenha sua aparência perenifólia, como verificado por Toniato et al. (1998). Do ponto de vista da manutenção das comunidades tanto de plantas como de polinizadores, o fato de se ter muitas espécies e abundância de indivíduos em floração durante toda a estação seca faz da floresta higrófila uma importante vegetação para refúgio de muitas espécies de visitantes florais que buscam por recursos alimentares nesse período do ano.

Outro aspecto importante a se considerar em estudos sobre manutenção e conservação de polinizadores é que de maneira geral a floresta higrófila estudada apresentou uma heterogeneidade espacial e temporal na distribuição dos recursos florais. Assim como verificado por Silva (2009), a assincronia nos picos de disponibilidade dos recursos garantiu o suprimento contínuo de recursos florais necessários às populações de abelhas, que dependem do pólen como fonte protéica utilizada na alimentação de larvas e de adultos, bem como do néctar que é uma importante fonte de carboidratos necessária na manutenção das atividades de fêmeas e machos adultos (Mincley & Roulston 2006; Michener 2007).

O padrão de fenologia de floração com distribuição heterogênea dos recursos florais em uma escala temporal parece ser importante não somente para a manutenção da diversidade de polinizadores na floresta higrófila estudada, em especial as abelhas, como também para o seu entorno. A RTP ocorre numa área originalmente circundada por floresta estacional semidecidual e cerrado, biomas que apresentam uma sazonalidade na floração, principalmente quando considerado o estrato arbóreo (Mikich & Silva 2001; Batalha & Martins 2004; Munhoz & Felfili 2006; Lenza & Klink 2006; Tannus et al. 2006, Silva et al. 2012) e consequentemente na disponibilidade de recursos florais usados pelos polinizadores (Silva 2009). Nesses biomas há uma diminuição de espécies em floração no início e meados da estação seca, que pode ser suprida pela floresta higrófila. Os resultados obtidos permitem afirmar a importância de se manter e conservar as espécies de plantas distribuídas nos mais diferentes hábitos e formas de vida, na estratificação vertical, pois essa heterogeneidade mantém um sistema de interação mutualística complexo entre plantas e polinizadores. Portanto, recomendamos que as espécies de plantas identificadas nesse estudo sejam contempladas nos planos de manejo, restauração ou enriquecimento desse tipo de vegetação para fins de preservar e manter a diversidade de polinizadores.

5. Referências Bibliográficas

- Abdo MTVN, Paula RC. 2006. Temperaturas para a germinação de sementes de capixingui (*Croton floribundus* Spreng - Euphorbiaceae). Revista Brasileira de Sementes 28(3): 135-140.
- Aleixo KP. 2013. Sazonalidade na disponibilidade de alimento e dinâmica de forrageamento em *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). Dissertação (Mestrado em Entomologia). Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, Ribeirão Preto. 87p.
- Alves JE, Freitas BM . 2006. Comportamento de pastejo e eficiência de polinização de cinco espécies de abelhas em flores de goiabeira (*Psidium guajava* L.). Revista Ciência Agronômica 37(2): 216-220.

- Baillie JEM, Hilton-Taylor C, Stuart SN. 2004. 2004 IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. xxiv + 191 pp.
- Barbosa AAA, Sazima M. 2008. Biologia reprodutiva de plantas herbáceo-arbustivas de uma área de campo sujo de cerrado. Pp.291-318. In: Sano, S.M.; Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (eds.). Cerrado Ecologia e Flora. Brasília, Embrapa Cerrados.
- Batalha MA, Martins FR. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany* 52: 149-161.
- Bawa KS. 1974. Breeding Systems of Tree Species of a Lowland Tropical Community. *Evolution* 28: 85-92.
- Bawa KS, Perry DR, Beach JH. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72: 331-345.
- Borges, HBN. 2000. Biologia reprodutiva e conservação do estrato lenhoso numa comunidade do cerrado. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal). Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 158p.
- Buchmann SL, Cane JH. 1989. Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. *Oecologia* 81(3): 289-294.
- CEPAGRI/UNICAMP. 2013. Clima dos Municípios Paulistas: A Classificação Climática de Koeppen para o Estado de São Paulo. Disponível em: <<http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>>. Acessado em: out. 2013.
- Chase MW, Reveal JL. 2009. A phylogenetic classification of land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161(2): 122-127.
- Chaves EMF, Barros RFM, Araujo FS. 2007. Flora apícola do Carrasco no município de Cocal, Piauí, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 5(S1): 555-557.
- Consolaro H, Silva EB, Oliveira PE. 2005. Variação floral e biologia reprodutiva de *Manettia cordifolia* Mart. (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 28(1): 85-94.
- Costa FRC, Schlittler FHM, Cesar O, Monteiro R. 1997. Aspectos florísticos e fitossociológicos de um remanescente de mata de brejo no município de Brotas, SP. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 40(2): 263-270.
- Faegri K, Pijl LVD. 1979. The principles of pollination ecology. 3 ed. Pergamon Press, Oxford; New York. 244p.
- Gomes PB, Válio IFM, Martins FR. 2006. Germination of *Geonomabrevispatha* (Arecaceae) in laboratory and its relation to the palm spatial distribution in a swamp forest. *Aquatic Botany* 85:16-20.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I. 2006. Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation, Vol. II. Pollination and seed dispersal. Reta Verlag, Ulm. 385p.
- Gratieri-Sossella A. 2005. Potencialidade ornamental e paisagística, caracterização morfo-anatômica e propagação de *Erythrina crista-galli* L. Dissertação (Mestrado em Agronomia). Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo. 162p.
- Gratieri-Sossella A, Petry C, Nienow AA. 2008. Propagação da corticeira do banhado (*Erythrina crista-galli* L.) (Fabaceae) pelo processo de estaquia. *Revista Árvore* 32(1): 163-171.
- Heard TA. 1999. The role of stingless bees in crop pollination. *Annual Review of Entomology* 44: 183-206.
- Hagen M, Kissling WD, Rasmussen C, Aguiar MAM, Brown L, Carstensen DW, Alves-dos-Santos I, Dupont YL, Edwards FK, Genini J, Guimarães PR, Jenkins GB, Jordano P, Kaiser-Bunbury CN, Ledger M, Maia KP, Darcie Marquitti FM, McLaughlin Ó,

- Morellato LPC, O’Gorman EJ, Trøjelsgaard K, Tylianakis JM, Morais Vidal M, Woodward G & Olesen JM. 2012. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances in Ecological Research* 46: 89-210.
- Ivanauskas NM, Rodrigues RR, Nave AG. 1997. Aspectos ecológicos de um trecho de Floresta de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista Brasileira de Botânica* 20(2): 139-153.
- Kay KM, Reeves PA, Olmstead RG, Schemske DW. 2005. Rapid speciation and the evolution of hummingbird pollination in neotropical *Costus* subgenus *Costus* (Costaceae): evidence from nrDNA ITS and ETS sequences. *American Journal of Botany* 92(11): 1899-1910.
- Kimmel TM, do Nascimento LM, Piechowski D, Sampaio EVSB, Nogueira Rodal MJ, Gottsberger G. 2010. Pollination and seed dispersal modes of woody species of 12-year-old secondary forest in the Atlantic Forest region of Pernambuco, NE Brazil. *Flora* 205(8): 540-547.
- Kinoshita LS, Torres RB, Forni-Martins ER, Spinelli T, Ahn YJ, Constâncio SS. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP. *Acta Botanica Brasilica* 20: 313-327.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México. 478p.
- Kovach Computing Services. 2012. Oriana for Windows, version 4.01. Kovach Computing Services, Anglesey, Wales
- Krug CA, Mendes PT. 1942. Melhoramento da mamoneira (*Ricinus communis* L.) I: plano geral dos trabalhos em execução nas secções de genética e plantas oleaginosas do instituto agrônomo do estado de São Paulo. *Bragantia* 2(5): 129-154.
- Lemes R, Ritter CD, Morais ABB. 2008. Borboletas (Lepidoptera: Hesperioidea e Papilionoidea) visitantes florais no Jardim Botânico da Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, Brasil. *Revista Biotemas* 21(4): 91-98.
- Lenza E, Klink CA. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29(4): 627-638.
- Lenza E, Oliveira PE. 2005. Biologia reprodutiva de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anarcadiaceae), uma espécie dióica em mata de galeria do Triângulo Mineiro, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 180-190.
- Machado CG, Semir J. 2006. Flowering phenology and floral biology of some ornitophilous Bromeliaceae of an Atlantic forest area in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 29(1): 163-174.
- Maia-Silva C, Silva CI, Hrcir M, Queiroz RT, Imperatriz-Fonseca VL. 2012. Guia de plantas visitadas por abelhas na Caatinga, 1 edn. Editora Fundação Brasil Cidadão, Fortaleza-CE. 191p.
- Maimoni-Rodella RCS, Yanagizawa YANP. 2007. Floral biology and breeding system of three Ipomoea weeds. *Planta Daninha* 25(1): 35-42.
- Marques AR, Lemos Filho JP. 2008. Reproductive phenology of bromeliad species at Serra da Piedade, Minas Gerais State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*. 22(2): 417-424.
- Marques MCM, Silva SM, Salino A. 2003. Florística e estrutura do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta higrófila da bacia do rio Jacaré-Pepira, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 17:495-506.
- Melazzo, Ana Flávia de Oliveira, & Oliveira, Paulo Eugênio. 2012. *Cuphea melvilla* Lindlay (Lythraceae): uma espécie do Cerrado polinizada por beija-flores. *Acta Botanica Brasilica* 26(2): 281-289.
- Mendonça LB, Anjos L. 2005. Hummingbirds (Aves, Trochilidae) and their flowers in an urban area of southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22(1): 51-59.

- Michener CD. 2007. The bees of the world. 2 ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 553p.
- Mikich SB, Silva SM. 2001 Composição florística e fenologia das espécies zoocóricas de remanescentes de floresta estacional semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 15(1): 89-113.
- Mincley RL, Roulston TH. 2006. Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. Pp. 69-98. In: Specialization and generalization in plant-pollinator interactions. NM Waser, J Ollerton (eds.). The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Modro AFH, Message D, Luz CFP, Meira Neto JAA. 2011. Flora de importância polinífera para *Apis mellifera* (L.) na região de Viçosa, MG. *Revista Arvore* 35(5): 1145-1153.
- Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC, Zipparro VB. 2000 Phenology of Atlantic rain forest trees: A comparative study. *Biotropica* 32(4B): 811-823.
- Munhoz CBR, Felfili JM. 2006. Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(3): 671-685.
- Nogueira-Neto P. 2002. Management of plants to maintain and study pollinating bee species, and also to protect vertebrate frugivorous fauna. Pp.21-28 In: Kevan P, Imperatriz Fonseca VL (eds). *Pollinating Bees-The Conservation Link Between Agriculture and Nature*. Ministry of Environment, Brasília. 313 p.
- Oliveira PE, Paula FR. 2001. Fenologia e biologia reprodutiva de plantas de matas de galeria. Pp. 303-331. In: Ribeiro JF, Fonseca CEL, Souza-Silva JC (Eds.). *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria*. Embrapa, Planaltina.
- Oliveira PE. 1996. Dioecy in the cerrado vegetation of Central Brazil. *Flora* 191: 235-243.
- Passos LC (1995) Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) em mata semidecidual. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) Universidade de Campinas, Campinas. 84p.
- Paulino-Neto HF, Oliveira, PEAM. 2006. As Anonáceas e os besouros. *Ciência Hoje* 38: 59-61.
- Ricketts T, Regetz J, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Bogdanski A, Gemmill-Herren B, Greenleaf SS, Klein AM, Mayfield MM, Morandin LA, Chieng A, Viana BF. 2008 Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* 11:499-515.
- Rizzardo RAG. 2007. O papel de *Apis mellifera* L. como polinizador da mamoneira (*Ricinus communis* L.): avaliação da eficiência de polinização das abelhas e incremento de produtividade da cultura. Dissertação (Mestrado em Zootecnia/Produção e Melhoramento Animal). Universidade Federal do Ceará, Fortaleza. 78p.
- Roth I. 1987. Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types. 1 ed. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. 324p.
- Santos MFO, Queiroz EP, Pigozzo CM. 2009. Síndromes de polinização em fragmento urbano de mata atlântica do 19º batalhão de caçadores, Cabula, Salvador, Bahia. *Candombá*. *Revista Virtual* 5(1): 26-39.
- Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G. 1988. A polinização das plantas do cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 48: 651-653.
- Silva CI, Torezan-Silingardi HM. 2010. Reproductive biology of tropical plants. In: K Del Claro (org.). *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. EOLSS/UNESCO, Paris, France, v. 10, p.55-81.

- Silva CI, Araújo G, Oliveira PEAM. 2012. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26(4): 748-760.
- Silva CI. 2009. Distribuição espaço-temporal de recursos florais utilizados por *Xylocopa* spp. e interação com plantas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais). Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 287p.
- Smith AP. 1973. Stratification of temperate and tropical forest. *American Naturalist*. 107: 671-683.
- Soares GR, Oliveira AAP, Silva ARM. 2012. Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) from an urban park in Belo Horizonte, Minas Gerais State, Brazil. *Biota Neotropica* 12(4): 209-217.
- Souza LA, Moscheta IS. 2000. Morfo-anatomia e aspectos da biologia floral de *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae). *Acta Botanica Brasilica* 14(1): 15-25.
- Spina AP, Ferreira WM, Leitão Filho HF. 2001. Floração, frutificação e síndromes de dispersão de uma comunidade de floresta de brejo na região de Campinas (SP). *Acta Botanica Brasilica* 15(3): 349-368.
- Steiner J, Zillikens A, Kamke R, Pickbrenner Feja E, Falkenberg DB. 2010. Bees and melittophilous plants of secondary atlantic forest habitats at Santa Catarina Island, southern Brazil. *Oecologia Australis* 14(1): 16-39.
- Tannus JLS, Assis MA, Morellato LPC. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina - SP. *Biota Neotropica* 6(3).
- Taylor CM. 1997. Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae:Psychotrieae) with the description of some new species from Ecuador and Colombia. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84(2): 224-262.
- Teixeira AP, Assis MA. 2005. Caracterização florística e fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta paludosa no Município de Rio Claro (SP), Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28:467-476.
- Teixeira AP, Assis MA. 2009. Relação entre heterogeneidade ambiental e distribuição de espécies em uma floresta paludosa no Município de Cristais Paulista, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23:843-853.
- Teixeira AP, Assis MA, Siqueira FR, Casagrande JC. 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. *Wetlands Ecology and Management* 16: 451-461.
- Toniato MTZ, Leitão Filho HF, Rodrigues RR. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21(2): 197-210.
- Torres RB, Matthes LAF, Rodrigues RR. 1994. Florística e estrutura do componente arbóreo de mata de brejo em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 17(2): 189-194.
- Veddeler D, Olschewski R, Tschardt T, Klein AM. 2008. The contribution of non managed social bees to coffee production: new insights based on farm-scale yield data. *Agroforestry Systems* 73: 109-114.
- Yamamoto LF, Kinoshita LS, Martins FR. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da floresta estacional semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21(3): 553-573.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed., Prentice Hal, New Jersey. 663p.

Capítulo II

Comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em uma floresta higrófila neotropical

Comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em uma floresta higrófila neotropical

Maurício Meirelles do Nascimento Castro, Carlos Alberto Garófalo &
Cláudia Inês da Silva

Resumo: Na maioria das formações vegetais ao redor do mundo, as abelhas são consideradas os principais agentes polinizadores. Por isso conhecer as espécies que ocorrerem em cada região do planeta e aprofundar o entendimento sobre a sua ecologia é muito importante para monitorar e tentar garantir que esse indispensável serviço ambiental continue sendo prestado por elas. Com o intuito de conhecer a comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em uma área de floresta higrófila, ninhos-armadilha (*NAs*) feitos com tubos de cartolina preta e gomos de bambu foram disponibilizados para amostrar as abelhas. No período de agosto de 2010 a julho de 2012 os *NAs* foram inspecionados uma vez a cada mês. Os *NAs* ocupados foram retirados e levados ao laboratório para acompanhar a emergência dos indivíduos. Um total de 233 ninhos foram fundados, dos quais em 62 ocorreram mortalidade de todos os ocupantes em uma fase anterior ao adulto, o que impediu a identificação das espécies. Nos demais ninhos, foram identificadas oito espécies pertencentes a cinco gêneros e duas famílias. *Centris analis* Fabricius com a ocupação de 120 ninhos-armadilha foi a espécie mais abundante seguida de *Tetrapedia diversipes* Klug (n=29) e *Centris tarsata* Smith (n=7). Os ninhos de cartolina abrigaram o maior número de abelhas, enquanto os de bambu a maior riqueza. Apesar da quantidade de ninhos ter sido maior nos meses com temperatura mais alta e maior precipitação acumulada, não houve correlação significativa entre essas variáveis climáticas e a atividade de nidificação das fêmeas. A razão sexual foi desviada para machos em praticamente todas as espécies, sendo esse desvio significativo apenas em *C. tarsata* e *T. diversipes*. Inimigos naturais, cleptorasitas, das ordens Hymenoptera e Diptera foram responsáveis por parte das mortes nas células de cria, contudo a maior causa das mortes não foi reconhecida. Com este estudo foi possível ampliar o conhecimento da fauna de abelha encontrada na floresta higrófila, além disso, apresentamos informações importantes sobre a ecologia das espécies encontradas. Os dados apresentados poderão apoiar estudos futuros sobre a comunidade de abelhas na floresta higrófila, não apenas na área estudada, como também em outras regiões.

Palavras-chave: ninhos-armadilha, parasitas, abundância, riqueza, abelhas solitárias

Abstract: In most types of vegetation around the world, bees are considered the main pollinators. Therefore to know the species that occur in every region of the planet and deepen our understanding of their ecology is very important because it allows us to monitor and try to ensure that this essential environmental service continues to be provided by them. Aiming to know the bee community that nest in preexisting cavities of an area predominantly covered by hygrophilous (swamp) forest, trap-nests made with black cardboard tubes and bamboo canes were provided to sample the bees. During August 2010 to July 2012 trap-nests were inspected once a month. A total of 233 nests were founded, of which in 62 the death of all the occupants of the nest at a stage previous to adult prevented the identification of the bee that built the nest. In all other nests, eight species belonging to five genera and two families were recognized. *Centris analis* Fabricius with the occupation of 120 trap nests was the most abundant species followed by *Tetrapedia diversipes* Klug (n=29) and *Centris tarsata* Smith (n=7). The nests of cardboard harbored the largest number of bees, while the ones of bamboo the largest richness. Despite the amount of nests have been higher in the months with higher temperature and total rainfall, no significant correlation between these abiotic data and nesting occurred. The sex ratio was skewed towards males in almost all species being that deviation only significant in *C. tarsata* and *T. diversipes*. Natural enemies, cleptoparasites, of the orders Hymenoptera and Diptera were responsible for some of the deaths in brood cells, however the cause of the majority of the deaths was not known. With this study it was possible to increase the understanding of the hygrophilous forest bee fauna, in addition, we presented important information about the ecology of the species found. The data presented may support future studies about the hygrophilous forest bee community, not only from the present area, but also from other regions.

Keywords: trap-nests, parasites, abundance, richness, solitary bees

1. Introdução

As abelhas são importantes mantenedoras da biodiversidade nos mais diversos ecossistemas terrestres (Costanza et al. 1997; Kevan 1999; Imperatriz-Fonseca & Nunes-Silva 2010; Silva et al. 2012a). Isso decorre principalmente da polinização que esses insetos realizam ao visitarem flores para a obtenção de recursos para a própria sobrevivência e de suas crias (Michener 2007). Por isso, o conhecimento sobre a riqueza e abundância de abelhas de uma área serve como instrumento para avaliar a qualidade ambiental ao longo dos anos (Tschamntke et al. 1998).

As abelhas sociais e solitárias compõem redes complexas de interações com as plantas. Para compreender melhor essas interações, a obtenção de informações mais aprofundadas sobre a história de vida e comportamento das abelhas é necessária (Pedro & Camargo 1999). Nesse contexto, localizar e ter acesso aos ninhos das abelhas é extremamente valioso, porém relativamente difícil (Krombein 1967; Jayasingh & Freeman 1980) principalmente para as espécies solitárias, uma vez que na maioria das espécies tais ninhos costumam ser construídos no solo e outros lugares crípticos (ex. debaixo de rochas e em caules de plantas) (Roubik 1989; Hicks 2009). Além disso, nas espécies solitárias, a movimentação de abelhas entrando e saindo dos ninhos é muito reduzido comparado às abelhas eussociais, salvo em locais onde existam agregações (Batra 1978; Rocha-Filho et al. 2008; Silva et al. 2012b).

O uso de ninhos-armadilha (*NAs*) para as espécies de abelhas solitárias que nidificam em cavidades preexistentes (Krombein 1967; Alves-dos-Santos 2003), tem permitido conhecer a diversidade dessas abelhas em muitos biomas no Brasil (Garófalo et al. 2004). Além disso, os *NAs* possibilitam o reconhecimento dos materiais usados pelas abelhas na construção de seus ninhos (Alves-dos-Santos 2003); a arquitetura desses ninhos (Jesus & Garófalo 2000); a razão sexual dos emergentes (Buschini & Wolff 2006); os parasitas, como eles atuam, e qual o impacto deles sobre as populações dessas abelhas (Gazola & Garófalo 2003) e; o uso das fontes de recursos florais usadas na dieta de adultos e de imaturos (Dórea et al. 2009; Silva et al. 2010a; Gonçalves et al. 2012). Essa última aplicação dos *NAs* tem sido muito útil no manejo e conservação das abelhas, além de permitir análises das redes de interações abelha-planta (Aguilar et al. 2010; Silva et al. 2010b). Os *NAs* e as informações obtidas por meio deles também abriram um novo caminho para a utilização de abelhas solitárias no incremento da polinização em cultivos agrícolas. Essa prática já é aplicada com sucesso nos Estados Unidos e Canadá utilizando abelhas *Megachile rotundata* Fabricius em plantações de alfafa (*Medicago sativa* L., Leg. Fabaceae) (Pitts-Singer & Cane 2011) e

abelhas do gênero *Osmia* em pomares de maçãs nos Estados Unidos, Europa e Japão (Torchio 1984; Matsumoto et al. 2009; Gruber et al. 2011). No Brasil, espécies de abelhas nativas que apresentaram boa aceitação em NAs vêm sendo testadas em diversas culturas como acerola (Oliveira & Schlindwein 2009; Magalhães & Freitas 2013), maracujá (Freitas & Oliveira Filho 2003; Junqueira et al. 2012) e caju (Freitas 1997; Freitas & Paxton 1998), com destaque para as abelhas do gênero *Xylocopa* e *Centris*, porém sem ainda estarem disponíveis comercialmente.

A busca de abelhas solitárias nativas que usam os ninhos-armadilha foi intensificada nos últimos anos, em decorrência da necessidade de ampliar o número de espécies de abelhas manejáveis em áreas cultivadas. Estudos têm demonstrado que a polinização é mais eficiente quando as flores são visitadas por abelhas nativas, quando comparadas àquelas visitadas por abelhas exóticas como a *Apis mellifera* L. nas Américas (Freitas & Paxton 1998; Vicens & Bosch 2000; Matsumoto et al. 2009; Adamson et al. 2012; Garibaldi et al. 2013). Essa maior eficácia pode ser atribuída, dentre outros motivos, às adaptações dessas abelhas ao ambiente onde elas ocorrem (Herrera 1987; Ivey et al. 2003; Benevides et al. 2009). Não obstante, a utilização das abelhas solitárias nativas, também evita possíveis danos aos ecossistemas decorridos da introdução de espécies exóticas (Goulson 2003; Dafni et al. 2010). Por isso, conhecer as espécies de abelhas que possam ser manejadas é de fundamental importância.

Em áreas naturais, do ponto de vista ecológico e da biologia da conservação é importante conhecer as espécies de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes. Há uma variação natural na riqueza e abundância dessas espécies em diferentes biomas estudados (Camillo et al. 1995; Morato 2001; Viana et al. 2001; Aguiar et al. 2005; Buschini 2006; Gazola & Garófalo 2009).

Com o intuito de ampliar o conhecimento sobre diversidade de abelhas com esse hábito de nidificação, o objetivo geral nesse estudo foi conhecer a comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em uma floresta higrófila neotropical. Como objetivos específicos: analisar a riqueza e abundância das abelhas nos ninhos-armadilha; avaliar a preferência por ninhos-armadilha construídos com diferentes materiais, comprimentos e diâmetros; analisar a influência de fatores climáticos (temperatura e precipitação) nas atividades de nidificação; analisar a distribuição temporal das abelhas ao longo de dois anos; verificar a razão sexual; a taxa de mortalidade e; os inimigos naturais.

2. Material e Métodos

2.1. Local de estudo

O estudo foi realizado em uma área de floresta higófila neotropical, situada na Reserva Particular do Patrimônio Natural Toca da Paca (RTP) ($21^{\circ}27'28''\text{S}$ e $48^{\circ}05'13''\text{W}$ e altitude média de 510 m). A RTP ocupa uma área de 187 ha pertencente à Fazenda Boa Vista, a qual está localizada no município de Guataporá, São Paulo, Brasil (Fig. 1). O clima da região, segundo a classificação de Köppen (1948) é do tipo Aw, tropical chuvoso de inverno seco.

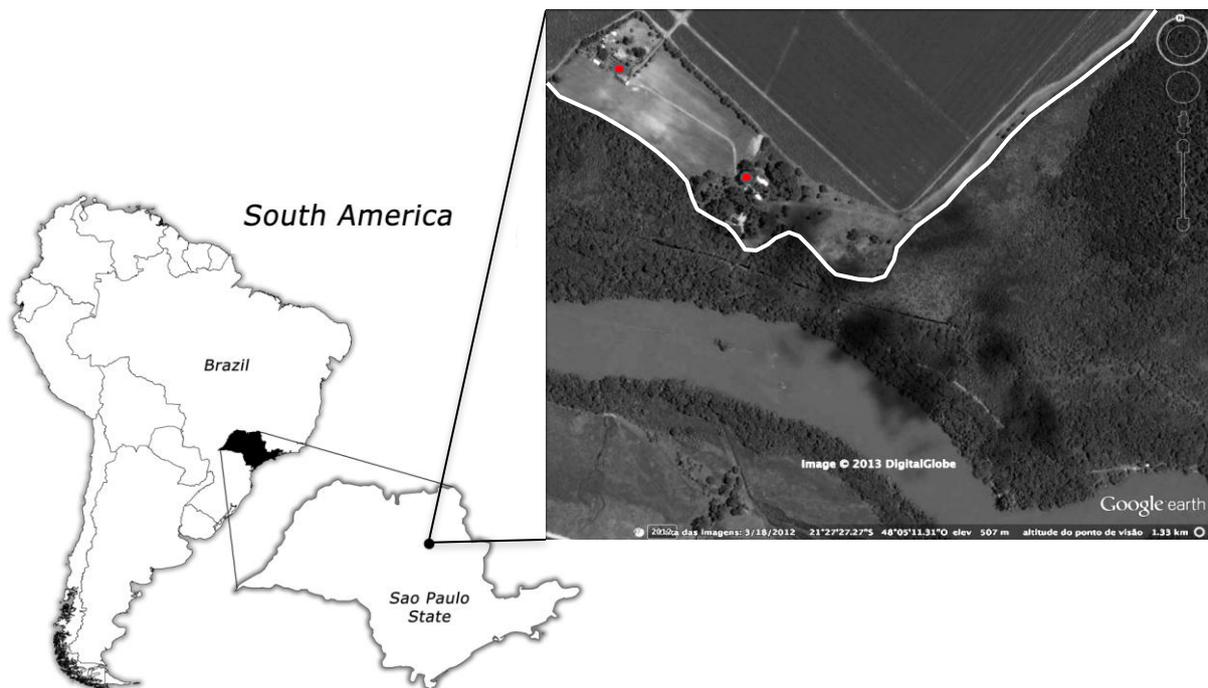


Figura 1. Localização da área estudada no município de Guataporá, Estado de São Paulo, Brasil no período de agosto de 2010 a julho de 2012. A linha cheia delimita a vegetação nativa que compõe a floresta higrófila. Os pontos em vermelho representam a localização dos suportes de ferro contendo os ninhos-armadilha.

2.2. Amostragem das abelhas

A captura das abelhas se deu por meio de ninhos-armadilha (*NAs*) dispostos em suportes de ferro (Fig. 2A) instalados em dois locais de observação, distantes aproximadamente 200 m entre si (Fig. 1). Em cada suporte foram instalados *NAs* de dois tipos. O primeiro, confeccionado com cartolina preta na forma de pequenos tubos, com uma das extremidades

fechadas com o mesmo material (Fig. 2B), seguindo a metodologia de Camillo et al. (1995). Esses *NAs* usados foram feitos com 5,8 cm de comprimento e 0,6 cm de diâmetro e foram inseridos em orifícios feitos em placas de madeira (Fig. 2A), sendo duas para cada suporte de ferro. O segundo tipo de *NA* consistiu de gomos de bambu, com uma das extremidades fechada pelo próprio nó, de vários comprimentos e diâmetros (Figs. 2C-D). Os gomos de bambu foram presos com elásticos formando conjuntos de 16 gomos (Fig. 2A). Em cada local de observação foram disponibilizados 110 tubos de cartolina e 64 gomos de bambu. Os locais de observação foram visitados uma vez por mês, durante agosto de 2010 a julho de 2012, e todos os *NAs* foram vistoriados com o auxílio de uma lanterna. Aqueles *NAs* utilizados e fechados foram retirados dos locais e levados para o Laboratório de Ecologia de Abelhas e Vespa do Departamento de Biologia da FFCLRP, no campus da USP de Ribeirão Preto, onde foram mantidos até a emergência das abelhas. Cada ninho retirado do local foi substituído por um novo similar.

No laboratório, os ninhos foram mantidos fechados dentro de tubos de vidro de tamanhos apropriados e deixados à temperatura ambiente. No caso dos ninhos de bambu, foram utilizados pedaços de polietileno (mangueira transparente) os quais eram presos com fita adesiva à extremidade oposta ao nó do bambu, enquanto que a outra ponta do polietileno era fechada com uma rolha de cortiça. Os indivíduos que emergiram foram coletados e dois exemplares (uma fêmea e um macho, de cada espécie/ninho) foram sacrificados sob vapor de acetato de etila, e após a sua preparação, foram identificados até espécie. Os exemplares encontram-se depositados na Coleção Entomológica do Setor de Ecologia do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP.

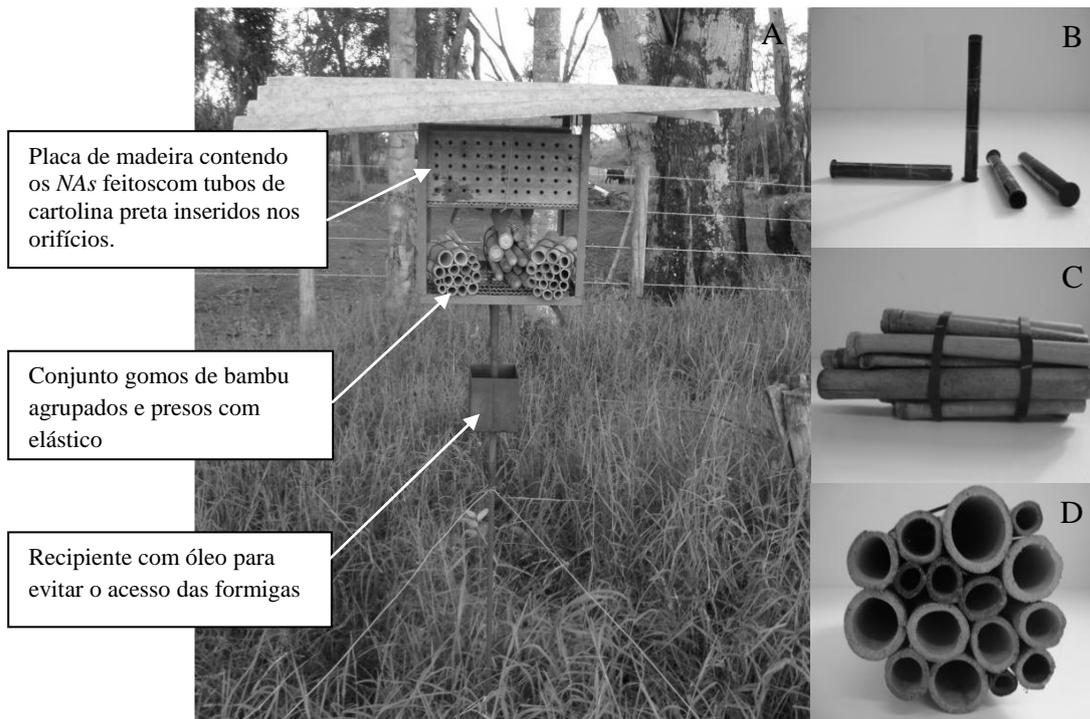


Figura 2. Ninhos-armadilha usados para amostrar as abelhas solitárias na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP. **A:** Suporte de ferro, onde foram disponibilizados os ninhos-armadilha (NAs). **B:** NAs feitas com cartolina preta. **C** e **D:** NAs feitas com gomos de bambu.

2.3. Anlise de dados

A diversidade de abelhas na floresta higrfila foi avaliada a partir dos indivduos emergidos dos ninhos coletados em cada um dos dois anos estudados pelo ndice de diversidade de Shannon-Wiener (H') (Shannon 1948) aplicando a equao abaixo:

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

Onde:

S= nmero de espcies

n_i = nmero de indivduos de cada uma da espcie i

N= nmero total de indivduos de todas as espcies amostrados no ano

$p_i = n_i/N$ = proporo de cada uma das espcies i

ln= logaritmo natural

Para avaliar a equabilidade foi usado o índice de Pielou (J'), pela equação:

$$J' = H'/H'max$$

Onde:

H' = Índice de Shannon-Wiener

H'_{max} = valor máximo do índice de Shannon-Wiener para S espécies.

A equabilidade mede o quanto as proporções das espécies estão igualmente distribuídas, podendo assumir valores de 0 (dominância total de uma espécie) a 1 (todas as espécies com a mesma proporção, isto é, $H' = H_{max}$).

A posteriori, foi aplicado o teste “ t ” proposto por Hutcheson (1970), para analisar a hipótese nula de não haver diferenças significativas entre os índices de Shannon-Wiener obtidos para os diferentes anos de estudo. Os índices de Shannon-Wiener (H') e Pielou (J'), assim como o teste “ t ”, foram calculados no programa PAST 2.17b (Hammer et al. 2001).

Foi verificada a intensidade da associação entre as nidificações com os valores mensais da temperatura média e pluviosidade. Para isso foi aplicado o teste de normalidade de Shapiro-Wilk, o qual apontou que a distribuição das nidificações não seguiu uma curva de Gauss ($W=0,731$, $p < 0,05$), sendo mais adequada a correlação de Spearman. Tanto o teste de Shapiro-Wilk, como as análises de correlação de Spearman foram calculados no software R versão 2.15.2 (R Development Core Team 2012).

Para verificar a distribuição temporal das abelhas que nidificaram nos NAs foi aplicado o teste de uniformidade de Rayleigh (Z) para distribuição circular (Zar 1999) (ver Capítulo 1).

Para testar se a razão sexual foi significativamente diferente ($p < 0,05$) de um macho para cada fêmea (1:1), foi aplicado o teste Qui-quadrado (χ^2).

3. Resultados

3.1. Ocupação de ninhos pelas fêmeas das abelhas

Durante os dois anos de estudo, as abelhas ocuparam 233 ninhos, sendo que em 73,4% deles foi possível identificar as espécies das fêmeas fundadoras por meio dos indivíduos emergidos, e em alguns casos, por meio de indivíduos mortos no estágio adulto. De 171 ninhos emergiram oito espécies de abelhas, distribuídas em cinco gêneros e duas famílias (Apidae e Megachilidae) (Tabela 1). *Centris analis* Fabricius foi a espécie mais frequentemente observada, ocupando 70% dos NAs utilizados na área de estudo, seguida por *Tetrapedia*

diversipes Klug, (17%), *Centris tarsata* Smith (4,1%), *Centris vittata* Lepeletier (3%), *Euglossa townsendi* Cockerell (3%), *Epanthidium* sp., e *Megachilie* sp. (1,1%, cada) e *Euglossa truncata* Rebêlo & Moure (0,6%).

Os NAs feitos com cartolina foram os mais usados pelas abelhas para a construção de seus ninhos, correspondendo a 89% do total utilizado (Tabela 1). Espécies como *C. analis*, *T. diversipes* e *Epanthidium* sp., nidificaram exclusivamente neste tipo de NA.

Embora com menos registros de ocupação, a maior riqueza de abelhas foi observada nos gomos de bambu. Entre as cinco espécies que nidificaram nos gomos de bambu, quatro delas, *C. vittata*, *Eg. townsendi*, *Eg. truncata* e *Megachile* sp. utilizaram unicamente esse tipo de NA. *Centris tarsata* foi a única que utilizou ambos os tipos de NAs, porém com mais ninhos construídos em gomos de bambu, onde também construiu o maior número de células de cria. Nos gomos de bambu, os tamanhos utilizados variaram entre as espécies, com intervalos de 0,85 a 1,5 cm no diâmetro e de 10,8 a 22,5 cm no comprimento (Tabela 1).

Quando analisada, de maneira geral, a influência dos fatores climáticos na atividade de nidificação das abelhas, foi verificado que não houve correlação entre o número de fêmeas nidificando e os fatores abióticos precipitação ($r=0,313$; $p=0,136$) e temperatura média mensal ($r=0,352$; $p=0,09$).

Foram observadas abelhas nidificando ao longo de todo o ano, contudo, de maneira geral, a maior concentração de ninhos ocupados ocorreu durante a estação quente e chuvosa ($Z=69,36$; $r=0,637$; $p<0,001$). Os picos de atividades de nidificação foram observados nos meses de janeiro, fevereiro e março, devido principalmente às atividades de *C. analis* (Fig. 3). Já a maior riqueza de espécies ocorreu nos meses de abril e março de 2011.

Tabela 1. Número de ninhos-armadilha fundados por espécie de abelha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.

Famlia	Espcies	Cartolina	Bambu	Variao dos gomos de bambu (cm)	
				Dimetro	Comprimento
Apidae	<i>Centris analis</i>	120			
	<i>Centris tarsata</i>	1	6	0,85 - 1,35	11 - 16
	<i>Centris vittata</i>		5	1,15 - 1,5	11,2 - 15,5
	<i>Euglossa townsendi</i>		5	1 - 1,5	12,9 - 22,5
	<i>Euglossa truncata</i>		1	1,3	16,5
	<i>Tetrapedia diversipes</i>	29			
Megachilidae	<i>Epanthidium</i> sp.	2			
	<i>Megachile</i> sp.		2	1,1 - 1,35	10,8 - 12,4
Total de ninhos ocupados		152	19		
Total de espcies		4	5		

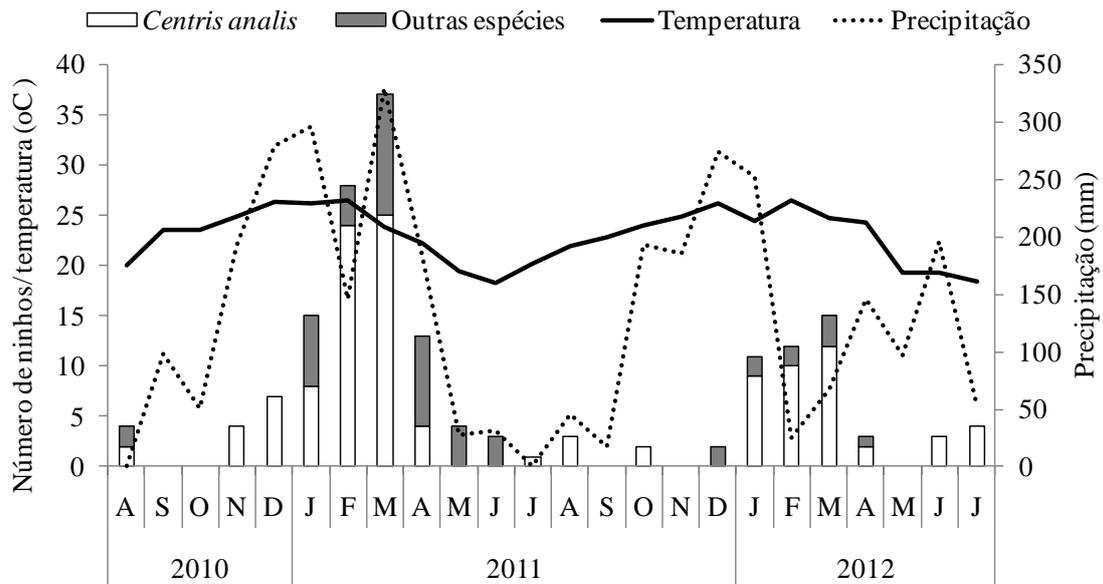


Figura 3. Nmero de ninhos-armadilha fundados e fatores climticos observados na floresta higrfila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a setembro de 2012.

No primeiro ano de estudo, assim como observado para *C. analis*, as fmeas de *T. diversipes*, concentraram suas atividades de nidificao durante a estao chuvosa (Fig. 3A). No segundo ano de estudo foi observada uma reduo de 40% no nmero de ninhos ocupados por fmeas de *C. analis*, e nesse mesmo ano apenas um ninho de *T. diversipes* pode ser identificado (Fig. 4A). Foi verificado no segundo ano que determinadas caractersticas observadas em 23 ninhos construdos, mostraram fortes evidncias de que pertenciam  *Tetrapedia*, dentre elas, o material usado na construo, a forma das fezes e o material polnico aprovisionado. Contudo, pela falta de indivduos adultos nos ninhos, no foi possvel afirmar se esses ninhos realmente pertenciam  *T. diversipes*. As demais espcies de abelhas apresentaram um comportamento de nidificao espordico nos NAs (Fig. 4A).

3.2. Emergncia e razo sexual das abelhas

Do total de ninhos fundados nos dois anos de estudo (Fig. 4A), emergiram 313 indivduos (Fig. 4B) sendo *C. analis* e *T. diversipes* mais abundantes, com 201 e 47 indivduos, respectivamente. No primeiro ano emergiram 209 indivduos pertencentes a seis espcies e no segundo ano 104 indivduos distribudos tambm em seis espcies, contudo com

diferença na composição das espécies (Fig. 4B). Indivíduos de *C.vittata* e *T. diversipes* foram observados apenas no primeiro ano e *Megachile* sp. e *Eg. truncata* apenas no segundo. Não houve diferença significativa na diversidade das abelhas entre os dois anos estudados ($H'_{ano1}=1,103$; e $H'_{ano2}=0,994$; $t(p=0,339)$).

Ao longo do período de estudo, o tempo transcorrido entre a retirada dos ninhos do campo e a emergência dos indivíduos variou tanto entre as espécies como dentro da mesma espécie. Os primeiros espécimes de *C. analis* começaram a emergir em setembro, um mês após a retirada dos ninhos da área de estudo. Contudo, apesar da maioria dos indivíduos dessa espécie ter demorado em média um mês para emergir, alguns indivíduos emergiram até 70 dias após o fechamento dos ninhos. Em *Megachile* sp. e *T. diversipes* a maioria dos indivíduos levaram de dois meses a um mês e meio para emergirem, respectivamente. Entretanto, alguns indivíduos dessas duas espécies levaram mais tempo para emergirem, quando comparados às demais espécies, com um intervalo de 6,5 e 7,5 meses, respectivamente.

a razão chegou a 4:1. Apenas para essas últimas duas espécies, a razão sexual foi significativamente diferente de 1:1 ($\chi^2=39,43$, $gl=1$, $p<0,01$; $\chi^2=17,89$, $gl=1$, $p<0,01$).

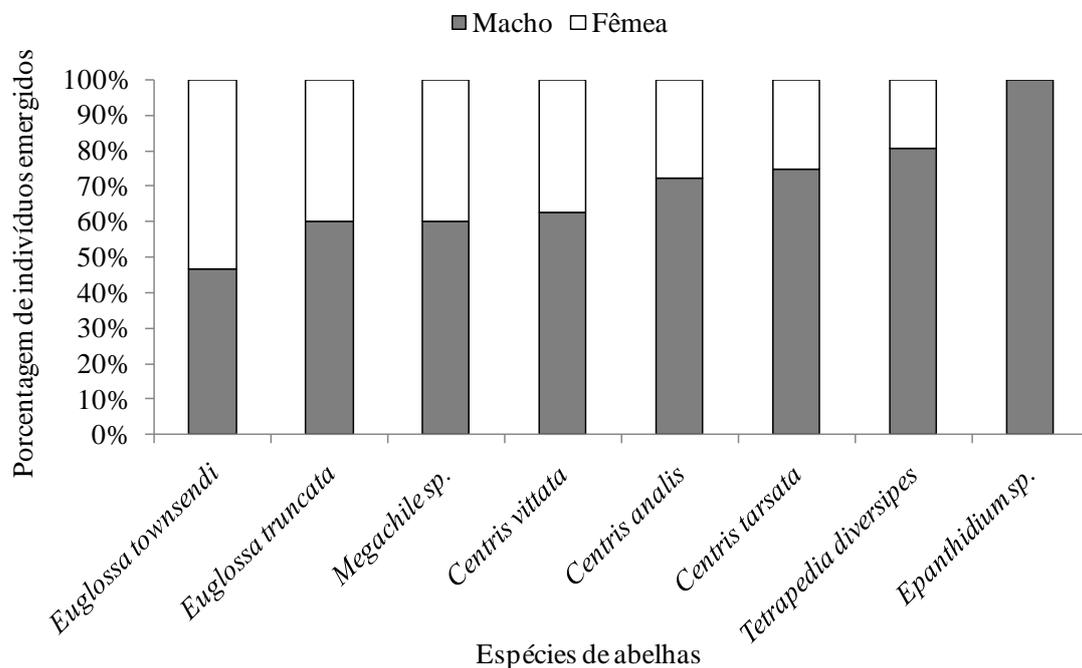


Figura 5. Razão sexual nas espécies de abelhas que emergiram dos ninhos-armadilha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.

3.3.Mortalidade e inimigos naturais das abelhas

Dos 233 ninhos ocupados, 152 ocorreram no primeiro ano, sendo que destes, 23,5% ($n=36$) apresentaram mortalidade de todos os indivduos em fases do desenvolvimento anteriores ao adulto (ovo, larva ou pupa). No segundo ano a mortalidade foi proporcionalmente maior, representando 32,1% ($n=26$) dos ninhos ocupados (Fig. 6). Especialmente no caso de *T. diversipes*, foi bastante evidente a reduo no nmero de ninhos, no qual apenas um foi construdo e nesse apenas um indivduo se desenvolveu, mas, morreu antes de emergir.

Considerando somente os 171 ninhos, de onde foi possvel identificar as espcies de abelhas, o ndice de mortalidade foi relativamente baixo quando comparado ao nmero de indivduos emergidos, representando 14,35% ($n=60$) do total de clulas de cria. Nesses ninhos, a mortalidade foi observada nas fases de ovo, larva, pupa ou adulto, sendo atribudas  causas desconhecidas.

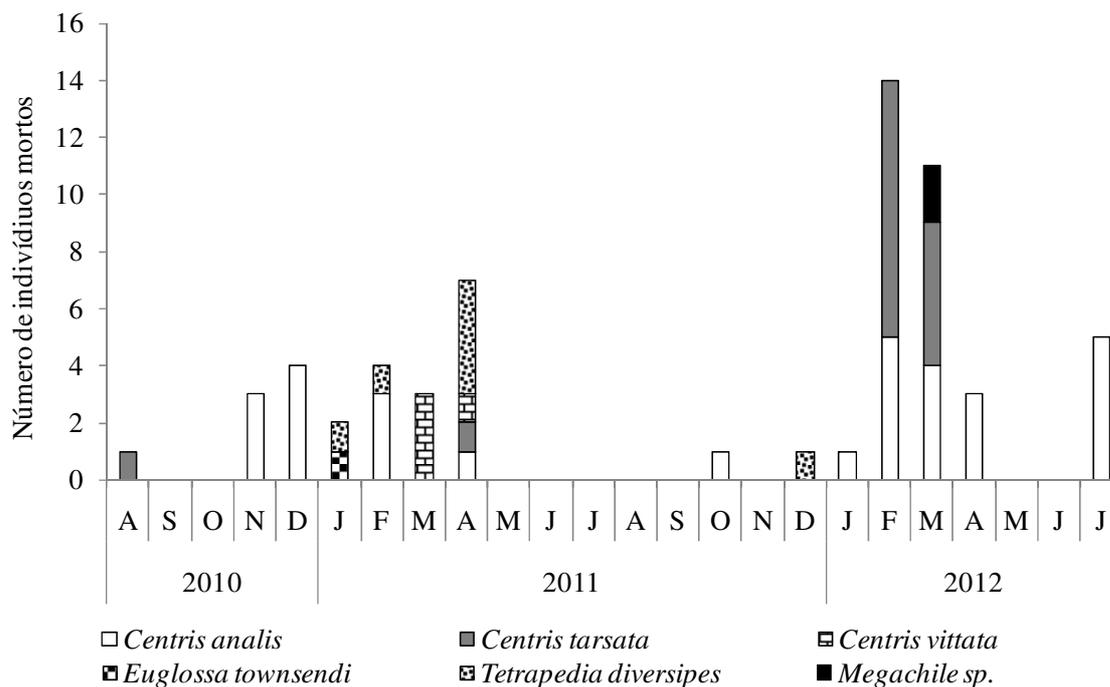


Figura 6. Mortalidade de abelhas nos ninhos-armadilha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.

A outra causa responsvel por acrescentar mais 10,75%  mortalidade nas clulas de cria dos ninhos, onde foi possvel identificar as abelhas, ocorreu em consequncia dos ataques de inimigos naturais cleptoparasitas pertencentes s ordens Hymenoptera e Diptera (Fig. 7).

Coelioxys sp. foi a espcie parasita mais comum em ninhos de *C. analis*, seguido de *Leucospis* sp. e *Anthrax* sp (Fig. 7). Os ninhos de *T. diversipes* foram atacados pela maior riqueza de espcies parasitas sendo *Anthrax* sp. e *Leucospis* sp. as mais frequentes, seguida por *Coelioxoides waltheriae* Ducke e uma espcie da famlia Chrysididae (Fig. 7). Proporcionalmente, *C. tarsata* foi a espcie menos parasitada (Fig. 7).

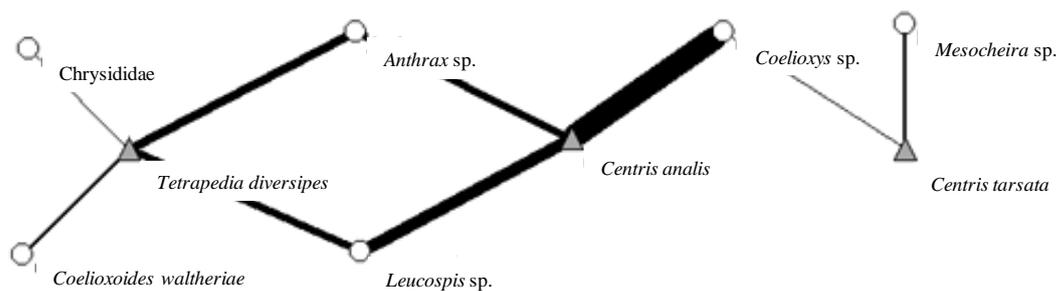


Figura 7. Inimigos naturais, cleptoparasitas, encontrados nos ninhos-armadilha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. Os crculos em branco representam os cleptoarasitas e os tringulos de cor cinza, as espcies de abelhas hospedeiras. Quanto maior o nmero de clulas parasitadas, maior  a espessura das linhas conectoras.

4. Discusso

As espcies de abelhas que ocuparam os NAs disponibilizados na rea de floresta higrfila estudada, foram tambm registradas em outros biomas no estado de So Paulo (Camillo et al. 1995; Garfalo 2000; Gazola 2003; Cordeiro 2009). Embora tenham sido amostradas nos NAs somente oito espcies, sabe-se que na floresta higrfila ocorrem mais espcies com esse hbito de nidificao. Por exemplo, *Euglossa carolina* Nemsioe *Euglossa pleosticta* Dressler, que nidificam em cavidades preexistentes, foram amostradas em iscas-odores na mesma rea por Castro et al. *in press*. Essas duas espcies de abelhas foram registradas em ninhos-armadilha por Gazola (2003). Da mesma forma, abelhas do gnero *Xylocopa*, frequentemente observadas nidificando em gomos de bambu (Camillo 2003; Silva 2009; Marchi & Melo 2010; Pereira & Garfalo 2010; Junqueira et al. 2012), foram observadas na rea estudada visitando flores de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae), *Diocleia* sp. (Leg. Fabaceae) e *Rhynchanthera grandiflora* (Aubl.) D.C. (Melastomataceae), porm no foram encontradas nidificando nos NAs disponibilizados.

Com relao  escolha dos ninhos-armadilha pelas abelhas, um fator determinante  o seu dimetro (Garfalo 2008) e em alguns casos, o material com que ele  construdo (Ferreira & Martins 2008). Dimetros de 0,6 cm, como os disponibilizados em cartolina neste estudo no comportam abelhas do porte de *C. vittata*, *Megachile* sp. e *Euglossa* sp., entre muitas outras que nidificam em cavidades preexistente, dado o seu tamanho corporal e o modo de construo dos seus ninhos. *Centris vittata* e *Megachile* sp. usam materiais para a

construção das células de crias, como solo arenoso (Pereira et al. 1999) e folhas (Krombein 1967; Pitts-Singer & Cane 2011), respectivamente, ocupando uma boa parte das cavidades dos ninhos com esses materiais. No caso de *Euglossa*, a estrutura dos ninhos e a disposição das células de cria (Garófalo et al. 1993) exigem um espaço maior do que aquele apresentado pelos *NAs* feitos com cartolina. Isso explica a escolha dessas abelhas pelos ninhos de bambu.

A única fêmea de *Centris tarsata* registrada nidificando em tubos de cartolina não foi comum. Como observado por outros autores (Aguiar et al. 2005; Cordeiro 2009; Carvalho 2011), essa espécie raramente utilizou esse tipo de *NA*, provavelmente por causa do diâmetro relativamente estreito para o seu tamanho corporal. Na área estudada o único ninho construído por *C. tarsata* nesse tipo de *NA* apresentou apenas uma única célula onde se desenvolveu um macho, que morreu no ninho na fase adulta. O sucesso reprodutivo nessa espécie de abelha parece estar associado a cavidades com diâmetro entre 0,8 cm e 1,4 cm, uma vez que as maiores taxas de nidificação na área estudada, assim como em outros estudos (Aguiar et al. 2005; Cordeiro 2009) ocorreram sempre nesse intervalo.

Sendo assim é possível afirmar que a variação nos tamanhos das aberturas dos gomos de bambu foi responsável pela maior riqueza obtida por esse tipo de ninho armadilha, uma vez que pode preencher os requisitos de escolha de um espectro maior de espécies. Já a grande diferença na abundância de nidificação entre ninhos de cartolina e bambu foi consequência da alta taxa de ocupação pelas duas espécies mais abundantes na área, *T. diversipes* e principalmente *C. analis*. Essas duas espécies também foram mais abundantes nos *NAs* em outras áreas estudadas no nordeste do estado de São Paulo (Camillo et al. 1995; Garófalo 2000; Gazola 2003). Em outros tipos de formação vegetal, como por exemplo, na Caatinga e floresta estacional semidecidual, na Bahia (Aguiar 2002) e em áreas de savana, Mata Atlântica secundária e de transição entre ambas, na Paraíba (Aguiar & Martins 2002), *C. analis* e *T. diversipes*, assim como *C. tarsata* também foram frequentemente encontradas nos *NAs*, sendo essa última espécie, a mais abundante nessas localidades. Na Amazônia Central *C. analis* também foi amostrada, porém em baixa frequência (Morato 2001), enquanto que em dunas litorâneas, na Bahia (Viana et al. 2001), somente *C. tarsata* ocuparam os *NAs*. Em áreas de Cerrado do estado de Minas Gerais, *Tetrapedia curvitaris* Friese e *C. tarsata* foram mais abundantes do que *C. analis* (Mesquita & Augusto 2011).

Embora não tenha sido observada uma correlação entre os dados abióticos avaliados e as atividades de nidificação das fêmeas de abelhas na floresta higrófila, a menor taxa de fundação de ninhos nos meses mais frios e secos são fortes indícios de que a temperatura e a

precipitação podem ter determinado a redução no número de ninhos fundados durante a estação fria e seca. Resultados semelhantes foram encontrados em outros estudos (Loyola & Martins 2006, Gazola & Garófalo 2009, Mesquita & Augusto 2012). Michener (2007) menciona que a alta relação superfície/volume proporcionada pelo tamanho relativamente pequeno das abelhas favorece uma grande troca de calor com o ambiente, o que faz da temperatura um fator determinante para que abelhas realizem suas atividades normalmente. Em baixas temperaturas o metabolismo é diminuído, o que torna várias atividades, dentre elas a de voo, impraticáveis (Teixeira & Campos 2005). De acordo com Macedo & Martins (1999) e Alves-dos-Santos (2003) em épocas mais frias as abelhas iniciam suas visitas às flores mais tarde do que em períodos mais quentes do ano. Segundo Loyola & Martins (2006), fatores como a temperatura, a precipitação e disponibilidade de recursos florais podem atuar nas atividades das abelhas. Além disso, também foi observado que indivíduos que se desenvolveram durante os meses mais frios do ano demoraram mais tempo para emergirem (Garófalo et al. 1993; Jesus & Garófalo 2000; Couto & Camillo 2007; Andrade-Silva & Nascimento 2012), fato que pode ter contribuído para o menor número de ninhos nos meses mais frios na floresta higrófila, uma vez que menos abelhas estariam emergindo e iniciando o ciclo nidificação.

As flutuações anuais na nidificação, como observado no presente estudo, com uma redução no número de indivíduos entre os dois anos, são consideradas normais nas populações das espécies de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes (Camillo et al. 1995; Frankie et al. 1993, 1998; Pereira et al. 1999; Viana et al. 2001; Gazola & Garófalo 2003; Aguiar & Garófalo 2004; Aguiar et al. 2005; Thiele 2005), e são relacionadas aos fatores climáticos e disponibilidade de recursos florais (Novotny & Basset 1998; Tommasi et al. 2004; Oertli et al. 2005). O máximo de disponibilidade de recursos florais observado na área estudada (Cap. 1, Fig. 6B), parece não ter sido o principal fator que atuou nas taxas de ocupação de ninhos. O período com mais ninhos construídos ocorreu entre janeiro e abril, para ambos os anos e a maior disponibilidade de recursos entre outubro e dezembro e entre junho e julho.

A variação na razão sexual apresentada pelas duas espécies mais abundantes na área estudada, *C. analis* e *T. diversipes*, também foi observada em outras áreas (Gazola 2003; Cordeiro 2009). Segundo alguns autores (Gerber & Klostermeyer 1970; Torchio & Tepedino 1980; Frohlich & Tepedino 1986; Kim 1999), as fêmeas têm a capacidade de escolher o sexo da progênie que irá gerar. No caso de períodos com maior disponibilidade de recursos, os

esforços das fêmeas fundadoras seriam para gerar mais descendentes fêmeas (Cordeiro 2009). Isso não ocorreu no presente estudo, uma vez que durante os meses com maior disponibilidade de recursos florais na medida em que aumentou o número de fêmeas, proporcionalmente também aumentou o número de machos.

Do ponto de vista da polinização, que está relacionada com a manutenção da comunidade de plantas e conseqüentemente dos polinizadores, é de se imaginar que a razão sexual desviada para fêmeas pode ser mais rentável. Isso ocorreria devido o nicho trófico dos machos das abelhas ser mais estreito, pois esses visitam apenas fontes de néctar para a sua alimentação. Enquanto que as fêmeas, além desse recurso coletado para a sua alimentação, coletam néctar e pólen em uma diversidade de plantas que são usados para a dieta de sua prole (Gruber et al. 2011), e também óleos e resinas florais que podem ser utilizados como alimento dos imaturos e/ ou na construção de seus ninhos (Alves-dos-Santos et al. 2007). O maior número de responsabilidades das fêmeas torna necessário que ela visite mais flores que os machos para conseguir suprir suas necessidades, o que aumenta suas chances de serem polinizadoras mais efetivas. Segundo Ne'eman et al. (2006) as fêmeas de abelhas solitárias, não apenas visitam mais flores que os machos, como também permanecem mais tempo nelas e apresentam uma maior constância floral, o que aumenta a probabilidade de polinização. Por outro, lado nesse mesmo estudo foi observado que os machos realizam vôos mais distantes, aumentando as chances de realizarem polinizações cruzadas. Na floresta higrófila estudada as abelhas têm uma importância considerável, estando envolvida na polinização de 73% das espécies de plantas amostradas (Cap. 1, Fig. 5).

De maneira geral, a mortalidade em 25,1% das células de cria observadas na área estudada foi relativamente baixa, quando comparada, por exemplo, ao estudo de Aguiar (2002b), que constatou para uma única espécie, *C. tarsata*, uma taxa de mortalidade nos imaturos de 42%, sendo a maioria no estágio de adulto pré-emergente. Segundo Couto & Camillo (2007), a mortalidade de abelhas nos ninhos-armadilha pode variar entre 3,9% a 62,6%, geralmente devido a causas desconhecidas.

Como observado no presente estudo outra causa de morte está relacionada aos ataques de inimigos naturais, comumente relatada em estudos feitos com *NAs* por outros autores (Pereira et al. 1999; Aguiar & Martins 2002; Alves-dos-Santos 2003; Gazola 2003; Gazola & Garófalo 2003; Aguiar et al. 2005; Cordeiro 2009). Para Cordeiro (2009) o fato dos *NAs* estarem próximos uns aos outros, pode causar um aumento na atração de parasitas devido à movimentação das abelhas em atividade. Das seis espécies de inimigos identificadas nesse

trabalho, apenas *Anthrax* sp. e *Leucospis* sp. atacaram espécies diferentes de hospedeiros. Esses mesmos inimigos também emergiram de ninhos de *C. analis* e *T. diversipes* no estudo feito por Gazola (2003). *Coelioxys* sp., que foi o inimigo natural responsável pela maior mortalidade, emergiu somente de ninhos de *C. analis*, que foi a espécie de abelha mais frequente nos NAs. Isso certamente colaborou para que este cleptoparasita fosse capturado em maior número na área estudada.

Os resultados apresentados neste estudo mostraram que a floresta higrófila mantém abelhas que nidificam em cavidades preexistentes, ampliando o conhecimento sobre a diversidade e ecologia das espécies encontradas.

5. Referências Bibliográficas

- Adamson NL, Roulston TH, Fell RD, Mullins DE. 2012. From April to August - Wild bees pollinating crops through the growing season in Virginia, USA. *Environmental Entomology* 41(4): 813-821.
- Aguiar CML. 2002. Abelhas (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha, em áreas de Caatinga e Floresta estacional semi-decídua do estado da Bahia, Brasil. Pp. 53-57. In: Anais do V Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto.
- Aguiar CML. 2002b. Ecologia e comportamento de nidificação de abelhas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) em áreas de caatinga e floresta estacionária semi-decídua (Bahia, Brasil), com ênfase em espécies do gênero *Centris* Fabricius, 1804 (Apidae, Centridini). Tese (Doutorado em Entomologia). Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, Ribeirão Preto. 171p.
- Aguiar CML, Dórea MC, Santos FAR, Santos RM, Almeida GF. 2010. Contribuições da entomopalinologia para o estudo das interações entre abelhas Centridini e plantas brasileiras. Pp. 288-292. In: Anais do IX Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto.
- Aguiar AJC, Martins CF. 2002. Abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilha na Reserva Biológica Guaribas (Mamanguape, Paraíba, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia* 19(Supl.1): 101-116.
- Aguiar CML, Garófalo CA. 2004. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Revista Brasileira de Zoologia* 21 (3): 477-486.
- Aguiar CML, Garófalo CA, Almeida GF. 2005. Trap-nesting bees (Hymenoptera, Apoidea) in areas of dry semideciduous forest and caatinga, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22(4): 1030-1038.
- Alves-dos-Santos I. 2003. Trap-nesting bees and wasps on the University Campus in São Paulo, Southeastern Brazil (Hymenoptera: Aculeata). *Journal of the Kansas Entomological Society* 76(2): 328-334.
- Alves-dos-Santos I, Machado IC, Gaglianone MC. 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis* 11(4): 544-557.
- Andrade-Silva ACR, Nascimento FS. 2012. Multifemale nests and social behavior in *Euglossa melanotricha* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Journal of Hymenoptera Research* 26: 1-16.

- Batra SWT. 1978. Aggression, territoriality, mating and nest aggregation of some solitary bees (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 51(4): 547-559.
- Benevides CR, Gaglianone MC, Hoffmann M. 2009. Visitantes florais do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg. Passifloraceae) em áreas de cultivo com diferentes proximidades a fragmentos florestais na região Norte Fluminense, RJ. *Revista Brasileira de Entomologia* 53(3): 415-421.
- Buschini MLT. 2006. Species diversity and community structure in trap-nesting bees in Southern Brazil. *Apidologie* 37: 58-66.
- Buschini MLT, Wolff LL. 2006. Nesting biology of *Centris* (Hemisiella) *tarsata* Smith in Southern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini) *Brazilian Journal of Biology* 66(4): 1091-1101.
- Camillo E, Garófalo CA, Serrano JC, 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.
- Camillo E. 2003. Polinização de maracujá. Holos Editora, Ribeirão Preto, Brasil.
- Carvalho SM. 2011. Diversidade de abelhas e vespas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha disponibilizados em áreas de Cerrado e em fragmentos próximos de Mata Estacional Semidecidual - MG. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais). Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 62p.
- Cordeiro GD. 2009. Abelhas solitárias nidificantes em ninhos-armadilha em quatro áreas de Mata Atlântica do Estado de São Paulo. Dissertação (Mestrado em Entomologia). Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, Ribeirão Preto. 78p.
- Costanza R, Arge, R, Groot R, Farberk S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Suttonkk P, Van den Belt M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Couto RM, Camilo E. 2007. Influência da temperatura na mortalidade de imaturos de *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Iheringia Série Zoologia* 97: 51-55.
- Dafni A, Kevan P, Gross CL, Goka K. 2010. *Bombus terrestris*, pollinator, invasive and pest: An assessment of problems associated with its widespread introductions for commercial purposes. *Applied Entomology and Zoology* 45(1): 101-113.
- Dorea MC, Santos FAR, Lima LCLE, Figueroa LER. 2009. Análise polínica do resíduo pós-emergência de ninhos de *Centris tarsata* Smith (Hymenoptera: Apidae, Centridini). *Neotropical Entomology* 38(2): 197-202.
- Ferreira PF, Martins CF. 2008. A orientação e o sombreamento dos ninhos-armadilha influenciam as taxas de captura? Pp. 186-191. In: Anais do VIII encontro sobre abelhas. Ribeirão Preto.
- Frankie GW, Newstrom L, Vinson SB, Barthell JF. 1993. Nesting-habitat preferences of selected *Centris* bee species in Costa Rican dry forest. *Biotropica* 25(3): 322-333.
- Frankie GW, Thorp RW, Newstrom-Lloyd LE, Rizzardi MA, Barthell JF, Griswold TL, Kim JY, Kappagoda S. 1998. Monitoring solitary bees in modified wildland habitats: implications for bee ecology and conservation. *Environmental Entomology* 27(5): 1137-1148.
- Freitas BM, Oliveira Filho JH. 2003. Ninhos racionais para mamangava (*Xylocopa frontalis*) na polinização do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*). *Ciência Rural* 33(6): 1135-1139.

- Freitas BM, Paxton RJ. 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 of NE Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35(1): 109-121.
- Freitas BM. 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(1): 15-22.
- Frohlich DR, Tepedino VJ. 1986. Sex ratio, parental investment, and interparent variability in nesting success in a solitary bee. *Evolution* 40(1): 142-151.
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, et al. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339: 1608-1611.
- Garófalo CA. 2008. Abelhas (Hymenoptera, Apoidea) nidificando em ninhos-armadilha na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. Pp. 208-217. In: Anais do VIII Encontro sobre abelhas. Ribeirão Preto.
- Garófalo CA. 2000. Comunidades de Abelhas (Hymenoptera:Apoidea) que utilizam ninhos-armadilhas em fragmentos de matas do estado de São Paulo. Pp. 121-128. In: Anais do IV Encontro sobre abelhas. Ribeirão Preto.
- Garófalo CA, Camillo E, Serrano JC, Rebêlo JMM. 1993. Utilization of trap nests by Euglossini species (Hymenoptera: Apidae). *Revista Brasileira de Biologia* 53(2): 177-187.
- Garófalo CA, Martin CF, Alves dos Santos I. 2004. The brazilian solitary bee species caught in trap nests. Pp. 77-84. In: B.M. Freitas, J.O. Pereira (eds.), *Solitary Bees, Conservation, Rearing and Management for Pollination*, Imprensa Universitária, Fortaleza.
- Gazola AL, Garófalo CA. 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(2): 131-142.
- Gazola AL, Garófalo CA. 2009. Trap-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) in forest fragments of the State of São Paulo, Brazil. *Genetics and Molecular Research* 8(2): 607-622.
- Gazola AL. 2003. Ecologia de abelhas e vespas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha em dois fragmentos de floresta estacional semidecidual no Estado de São Paulo. Tese (Doutorado em Entomologia). Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, Ribeirão Preto. 106p
- Gerber HS, Klostermeyer EC. 1970. Sex control by bees: a voluntary act of egg fertilization during oviposition. *Science* 167: 82-84.
- Gonçalves L, Silva CI, Buschini MLT. 2012. Collection of Pollen Grains by *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Apidae:Centridini): Is *C. tarsata* an Oligolectic or Polylectic Species? *Zoological Studies* 51(2): 195-203.
- Goulson D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 1-26.
- Gruber B, Eckel K, Everaars J, Dormann CF. 2011. On managing the red mason bee (*Osmia bicornis*) in apple orchards. *Apidologie* 42: 564-576.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9. Disponível em: <http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm>. Acessado em : abr. 2013.
- Herrera CM. 1987. Components of pollinator “quality”: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90.

- Hicks B. 2009. Observations of the nest structure of *Osmia inermis* (Hymenoptera: Megachilidae) from Newfoundland, Canada. *Journal of the Acadian Entomological Society* 5: 12-18.
- Hutcheson K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29:151-154.
- Imperatriz-Fonseca VL, Nunes-Silva P. 2010. As abelhas, os serviços ecossistêmicos e o Código Florestal Brasileiro. *Biota Neotropica* 10(4):59-62.
- Ivey CT, Martinez P, Wyatt R. 2003. Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany* 90(2): 214-225.
- Jayasingh DB, Freeman BE. 1980. The comparative population dynamics of eight solitary bees and wasps (Aculeata; Apocrita; Hymenoptera) trap-nested in Jamaica. *Biotropica* 12(3): 214-219.
- Jesus BMV, Garófalo CA. 2000. Nesting behaviour of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie*, 31(4): 503-515.
- Junqueira CN, Hogendoorn K, Augusto SC. 2012. The use of trap-nests to manage carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini), pollinators of passion fruit (Passifloraceae: *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Annals of the Entomological Society of America* 105(6): 884-889.
- Kevan PG. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 373-393.
- Kim JY. 1999. Influence of resource level on maternal investment in a leaf-cutter bee (Hymenoptera: Megachilidae). *Behavioral Ecology* 10: 552-556.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México. 478p.
- Krombein KV. 1967. *Trap-nesting wasps and bees: life-histories, nests and associates*. Smithsonian Press, Washington, D.C. 570p.
- Loyola RD, Martins RP. 2006. Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remnant. *Neotropical Entomology* 35(1): 41-48.
- Macedo JF, Martins RP. 1999. A Estrutura da Guilda de Abelhas e Vespas Visitantes Florais de *Waltheria americana* L. (Sterculiaceae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 28(4): 617-633.
- Magalhães CB, Freitas BM. 2013. Introducing nests of the oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) for pollination of acerola (*Malpighia emarginata*) increases yield. *Apidologie* 44: 234-239.
- Marchi P, Melo GAR. 2010. Biologia de nidificação de *Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis* (Olivier) (Hymenoptera, Apidae, Xylocopini) em Morretes, Paraná. *Oecologia Australis* 14(1): 210-231.
- Matsumoto S, Abe A, Maejima T. 2009. Foraging behavior of *Osmia cornifrons* in an apple orchard. *Scientia Horticulturae* 121: 73-79.
- Mesquita TMS, Augusto SC. 2011. Diversity of trap-nesting bees and their natural enemies in the Brazilian savanna. *Tropical Zoology* 24: 127-144.
- Michener CD. 2007. *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 953 p.
- Morato EF. 2001. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias na Amazônia Central. II. Estratificação vertical. *Revista Brasileira de Zoologia* 18(3): 737-747.

- Novotny V, Basset Y. 1998. Seasonality of sap-sucking insects (Auchenorrhyncha, Hemiptera) feeding on *Ficus* (Moraceae) in a lowland rain forest in New Guinea. *Oecologia* 15, 514-522.
- Ne'eman G, Shavit O, Shaltiel L, Shmida A. 2006. Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination. *Journal of Insect Behavior* 19(3): 383-401.
- Oertli S, Müller A, Dorn S. 2005. Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich bee assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *European Journal of Entomology* 102: 53-63.
- 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(1): 265-273.
- Pedro SEM, Camargo JMF. 1999. Apoidea Apiformes. Pp. 193-211. In: (CA Joly, CEM Bicudo, CRF Brandão, EM Cancellato (eds.). *Biodiversidade do Estado de São Paulo - Invertebrados Terrestres*. FAPESP, São Paulo.
- Pereira M, Garófalo CA, Camillo E, Serrano JC. 1999. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) vittata* Lepeletier in sotheastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie* 30: 327-338.
- Pereira M, Garófalo CA. 2010. Biologia da nidificação de *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens* (Hymenoptera, Apidae, Xylocopini) em ninhos-armadilha. *Oecologia Australis* 14(1): 193-209.
- Pitts-Singer TL, Cane JH. 2011. The Alfalfa Leafcutting Bee, *Megachile rotundata*: The World's Most Intensively Managed Solitary Bee. *Annual Review of Entomology* 56: 221-37.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing (version 2.15.2). Vienna, Austria.
- Rocha-Filho LC, Silva CI, Gaglianone MC, Augusto SC. 2008. Nesting behavior and natural enemies of *Epicharis (Epicharis) bicolor* Smith 1854 (Hymenoptera Apidae). *Tropical Zoology* 21: 227-242.
- Roubik DW. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 514p.
- Silva CI. 2009. Distribuição espaço-temporal de recursos florais utilizados por *Xylocopa* spp. e interação com plantas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais). Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 283p.
- Silva CI, Araújo G, Oliveira PEAM. 2012a. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26(4): 748-760.
- Silva CI, Faria LB, Queiroz EP & Alves-dos-Santos I. Nest architecture, development and natural enemies of *Centris (Paracentris) burgdorfi* Friese, 1900 (Apidae, Centridini). *Anais do X Encontro Sobre Abelhas, Ribeirão Preto, São Paulo*. 369p.
- Silva CI, Arista M, Ortiz PL, Bauermann SG, Evaldt ACP, Oliveira PE. 2010a. Catálogo Polínico: Palinologia aplicada em estudos de conservação de abelhas do gênero *Xylocopa* no Triângulo Mineiro. EDUFU, Uberlândia. 154p.
- Silva CI, Mello AR, Oliveira PE. 2010b. A palinologia como uma ferramenta importante nos estudos das interações entre *Xylocopa* spp. e plantas no cerrado. Pp. 292-299. In: *Anais do IX Encontro sobre Abelhas*. Ribeirão Preto.
- Shannon CEA. 1948. Mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27(3): 379-423.

- Teixeira LV, Campos FNM. 2005. Início da atividade de vôo em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae): influência do tamanho da abelha e da temperatura ambiente. *Revista Brasileira de Zoociências* 7(2): 195-202.
- Thiele R. 2005. Phenology and nest site preferences of wood-nesting bees in a Neotropical lowland rain Forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40(1): 39-48.
- Tommasi D, Miro A, Higo HA, Winston L. 2004. Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist* 136: 851-869.
- Torchio PF, Tepedino VJ. 1980. Sex ratio, body size and seasonality in a solitary bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). *Evolution* 34(5): 993-1003.
- Torchio PF. 1984. Field experiments with the pollinator species, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) in apple orchards: III, 1977 studies. *Journal of the Kansas Entomological Society* 57(3): 517-521.
- Tscharntke T, Gathmann A, Steffan-Dewenter I. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* 35(5): 708-719.
- Viana BF, Silva FO, Kleinert AMP. 2001 Diversidade e sazonalidade de abelhas solitárias (Hymenoptera: Apoidea) em dunas litorâneas no nordeste do Brasil. *Neotropical Entomology* 30(2): 245-251.
- Vicens N, Bosch J. 2000. Pollinating efficacy of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae, Apidae) on 'Red Delicious' apple. *Environmental Entomology* 29(2): 235-240.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, USA.

Capítulo III

Varição temporal na dieta das abelhas que nificam em cavidades preexistentes e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical

Variação temporal na dieta das abelhas que nificam em cavidades preexistentes e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical

Maurício Meirelles do Nascimento Castro & Cláudia Inês da Silva

Resumo: Considerar o fator temporal nas redes ecológicas formadas entre plantas e abelhas tem se mostrado um importante parâmetro na compreensão da estrutura da comunidade por favorecer uma melhor detecção da amplitude e da intensidade das interações entre estes organismos. Neste estudo, por meio da análise do material polínico residual contido em ninhos-armadilha, foi possível identificar as espécies de plantas usadas na dieta das abelhas, bem como avaliar a variação temporal nas redes de interações. Os resultados mostraram variação na amplitude do nicho trófico das espécies de abelhas que ocorreram nos dois anos de estudo. De maneira geral, as abelhas apresentaram um $S_{aparente}$ baixo, sendo a maioria das dietas constituída por uma ou no máximo três espécies de plantas intensivamente exploradas por cada espécie de abelha. O grau médio de interação das plantas foi mais baixo ($k_p=1,814$) do que das abelhas ($k_a=13,375$). Diferentemente da maioria das redes mutualistas facultativas as redes de interações formadas não foram significativamente aninhadas. O índice H_2' mostrou uma especialização na utilização das plantas pelas abelhas, sendo os valores desse índice estáveis entre os dois anos de estudo ($H_2'_{ano1}=0,783$; $H_2'_{ano2}=0,749$). Essa especialização pode ser explicada, ao menos em parte, pela morfologia e comportamento das fêmeas das abelhas. Um outro aspecto que influenciou a especialização da comunidade foi relacionado às espécies sazonais que não se sobrepuseram com as espécies mais frequentes ao longo do ano. Isso impediu que certas interações ocorressem na comunidade (interações proibidas) em razão do desajuste fenológico entre espécies de abelhas e de plantas. A abundância também foi um fator determinante nas variações das redes de interações. Mesmo a modularidade não sendo significativa, os grafos ilustraram, mais evidentemente no segundo ano, a formação de três grupos nas redes com nichos mais semelhantes, representados por: Megachilidae, abelhas coletoras de óleos (das tribos Centridini e Tetrapediini), e Euglossini. De maneira geral, quatro espécie de plantas foram importantes na manutenção da estrutura da comunidade das abelhas. O presente estudo ampliou as informações sobre a flora, a comunidade de abelhas e as interações tróficas estabelecidas com as plantas na floresta higrófila, uma formação vegetal ainda pouca estudada.

Palavras-chave: abundância, fenologia, sobreposição de nicho trófico, rede mutualística, amplitude e intensidade de interações

Abstract: To consider the temporal factor in ecological networks formed between plants and bees has shown to be an important parameter to understand the community structure because it favors a better detection of the breadth and intensity of the interactions between these organisms. In this study, by analyzing the residual pollen material contained in bees trap nests, it was possible to identify the plants species used in the diet of the bees, and to evaluate the temporal variation in interaction networks. The results showed variation in the trophic niche breadth of the bees species that occurred in both years of study. In general, the bees showed a low S_{aparente} , been most diets consisted of one or at most three plant species intensively exploited by each bee species. Plants average degree of interaction was lower ($k_p=1.814$) than the one presented by bees ($k_a=13,375$). Unlike the majority of facultative mutualists networks, the interactions networks formed were not significantly nested. The H_2' index indicated a specialization in the use of plants by bees, been this index values stable between both years of study ($H_2'_{\text{ano1}}=0.783$; $H_2'_{\text{ano2}}=0.749$). This specialization could be explained, at least in part, by the morphology and behavior of female bees. Another aspect that interferes with the community specialization was related to the seasonal species that did not overlap with the most common species throughout the year. This prevented certain interactions from occurring in the community (forbidden interactions) because of phenological mismatch between bees species and plants species. The abundance was also a determinant factor in the interaction networks variations. Even with a not significant modularity, the graphs illustrated, more clearly in the second year, that three groups could be distinguished in the networks by their niche overlap, represented by: Megachilidae, oil collecting bees (of Centridini and Tetrapediini tribes), and Euglossini. In general, four plants species were important in maintaining the structure of the community of bees. With this study we have widen the information about the flora, the bee community and their trophic interactions established with the plants in a hygrophilous forest, a yet little studied vegetable formation.

Keywords: abundance, phenology, trophic niche overlap, mutualistic network, breadth and intensity of interactions

1. Introdução

Em todos os ambientes, interações ecológicas entre diferentes espécies estão entre os principais componentes da biodiversidade (Thompson 2005; Guimarães 2010). Entre as interações, o mutualismo na relação planta-polinizador é a muito tempo estudado (Robertson 1929), tendo os estudos se intensificado nas últimas décadas (Jordano 1987; Waser et al. 1996; Olesen et al. 2007). Recentemente novas ferramentas, como métricas derivadas da teoria de grafos, passaram a ser recorrentes nas análises sobre as estrutura das redes formadas por diferentes mutualismos (Guimarães 2010), possibilitando a ampliação do conhecimento sobre a organização das interações ecológicas.

Segundo Olesen et al. (2008), apesar do forte interesse atual em redes ecológicas, a maior parte dos estudos são descrições estáticas da estrutura das redes, e poucos analisam a dinâmica temporal das interações. Contudo, avaliar as redes ecológicas considerando apenas descrições estáticas não favorece a detecção da amplitude, ou da intensidade das interações (Alarcón et al. 2008), limitando a compreensão de processos ecológicos envolvidos em padrões da rede. Entre os estudos que avaliaram a estrutura das redes ao longo do tempo (Petanidou et al. 2008; Alarcón et al. 2008; Olesen et al. 2008) foi constatado que em diferentes anos pode haver variações significativas nas espécies que compõem a rede e com quem elas interagem. Para Vázquez et al. (2009) a abundância de espécies e a sobreposição espacial e fenológica explicam e prevêm melhor a estrutura mutualística das redes do que as relações fenotípicas e filogenéticas, o que aumenta a importância da avaliação temporal em estudos de interações ecológicas.

Em relação a coleta de dados para a análise das interações, o método de observação de animais visitando flores tem sido o mais empregado (Dorado et al. 2011). Apesar de muito útil e importante, esse método acaba fornecendo mais informações a respeito das plantas do que sobre seus polinizadores. Isso faz com que um alto número de abelhas raras e especialistas faça parte da rede, quando na verdade isso é consequência de uma limitação do método empregado (Dorado et al. 2011). A fim de contornar essa limitação metodológica, a identificação polínica da dieta de abelhas que se desenvolvem em ninhos-armadilha demonstra ser uma eficiente alternativa por permitir o acesso a dados de amplitude e intensidade das plantas utilizadas por abelhas que nidificam em cavidades preexistentes (Aguiar et al. 2010; Dórea et al. 2010a; Menezes et al. 2012). Esse método também fornece informação sobre recurso floral explorado, pois quando a abelha buscar néctar ou o óleo, o pólen da flor visitada poderá se aderir ao corpo dela e ser transportado para o ninho

acidentalmente, normalmente sendo depositado em pequenas quantidades (Williams & Tepedino 2003; Rust et al. 2004). Porém, quando o recurso coletado for o pólen, o que pode acontecer também nas flores onde as abelhas buscaram néctar ou óleo, a quantidade de pólen transportada e depositada na célula de cria será maior. Com base na quantidade do pólen e sabendo quais recursos são oferecidos pela espécie de planta é possível dizer se a uma determinada planta é uma fonte de pólen, néctar ou óleo para a abelha analisada (Silva 2009).

Sendo assim, após conhecer a composição florística, a disponibilidade de recursos florais (capítulo 1) e as espécies de abelhas que nidificaram em cavidades preexistentes na área estudada (capítulo 2), o objetivo geral desse estudo foi analisar a variação temporal nas redes de interações entre abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e as plantas usadas por elas no provisionamento das células de cria em uma floresta higrófila neotropical. Como objetivos específicos: analisar a amplitude e sobreposição do nicho trófico dos imaturos das espécies de abelhas que se desenvolveram nos ninhos-armadilha (NAs); identificar as espécies de plantas chave na manutenção dessas abelhas e; analisar a variação temporal na topologia das redes de interações formadas entre as espécies de abelhas e as plantas usadas na sua dieta durante o desenvolvimento.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de floresta higrófila neotropical, situada na Reserva Particular do Patrimônio Natural Toca da Paca (RTP) (21°27'28"S e 48°05'13"W e altitude média de 510 m). A RTP ocupa uma área de 187 ha pertencente à Fazenda Boa Vista, a qual está localizada no município de Guataporã, São Paulo, Brasil. A vegetação predominante na RTP é de floresta higrófila. O clima da região é o tropical chuvoso de inverno seco, do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen (1948).

2.2. Elaboração da Palinoteca

Entre agosto de 2010 a julho de 2012, em uma transeção correspondente a 1000 m de comprimento por 10 m em cada margem, totalizando 2 ha, foram observadas mensalmente as espécies de plantas em floração. Dessas foram amostrados botões florais em pré-antese, dos quais foram retiradas as anteras para a confecção de lâminas de referência com os respectivos

grãos de pólen. Além das espécies de plantas amostradas na transeção, também foram amostradas aquelas muito próximas aos ninhos-armadilha (anexo I).

A coleta do material polínico utilizado pelas abelhas ocorreu por meio do uso de ninhos-armadilha (*NAs*), feitos com tubos de cartolina e gomos de bambu, instalados na área de estudo (Capítulo II). Após o fechamento dos ninhos no campo, esses foram levados para o Laboratório de Palinocologia, onde permaneceram até a emergência das abelhas. Após a emergência das abelhas o material polínico residual (pólen não consumido e/ou fezes) presente nos *NAs* foram coletados.

Tanto o material polínico coletado nos botões florais, quanto aquele coletado nos *NAs* foi acondicionado em tubos falcon contendo álcool 70% por pelo menos 24 horas como proposto por Silva et al (2010a). Após esse período, o álcool foi descartado e o material polínico foi imerso em ácido acético glacial por mais 24 horas. Em seguida foi submetido ao processo de acetólise proposto por Erdtman (1960). Para cada espécie de planta foram preparadas e incorporadas a Palinoteca do Laboratório de Palinocologia da FFCLRP três lâminas seguindo o método proposto por Salgado-Labouriau (1973, 2007), que consiste em usar gelatina de Kisser e parafina histológica para vedação.

No caso do material polínico retirado dos ninhos, após a acetólise, ele foi homogeneizado e retirado uma amostra para a preparação de uma lâmina por ninho para as análises. As lâminas com esse material foram preparadas com gelatina de Kisser e vedadas com esmalte incolor. Para cada espécie de abelha que ocupou os *NAs* foram sorteados no mínimo uma e no máximo cinco amostras (lâminas) por mês para a análise do material polínico residual.

Os testemunhos das plantas encontram-se depositados no Herbário SPFR (Herbário do Departamento de Biologia - FFCLRP - USP) e as lâminas com os respectivos grãos de pólen, depositadas na Palinoteca do Laboratório de Palinocologia da FFCLRP-USP.

2.3 Análise dos dados

Foram feitas análises qualitativa e quantitativa dos grãos de pólen amostrados nos ninhos-armadilha, considerando os primeiros 400 grãos observados nas lâminas (Montero & Tormo 1990). A identificação dos grãos de pólen dessas lâminas foi feita por meio de comparação com aqueles grãos de pólen das plantas amostradas na área de estudo. Também foram usadas para a comparação, grãos de pólen de espécies de plantas incorporadas na

Palinoteca do Laboratório de Palinoecologia da FFCLRP, além de consultas aos grãos de pólen descritos na literatura (Salgado-Labouriau 1973; Silva et al. 2010a).

Para compreender melhor a dieta das abelhas e as interações estabelecidas com as plantas foram aplicados índices para a análise do nicho trófico e também métricas para estudos de redes de interações, apresentados à seguir.

A análise da amplitude do nicho trófico das espécies de abelhas foi calculada pelo índice de Shannon (Shannon 1948):

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

No qual:

S= número de tipos polínicos utilizados pelas abelhas

n_i = número de grãos de pólen da espécie vegetal i

N= número total de todos os tipos polínicos (de todas as espécies vegetais utilizados pela espécie de abelha)

$p_i = n_i/N$ = proporção de cada tipo polínico encontrado no ninho da espécie i

ln= logaritmo natural

Para avaliar a uniformidade na proporção das espécies de plantas que compõem a dieta dos imaturos foi aplicado o índice de equitatividade de Pielou (J'), pela equação:

$$J' = H'/H'_{max}$$

Onde:

H' = Índice de Shannon-Wiener

H'_{max} = valor máximo do índice de Shannon-Wiener para S espécies.

A equabilidade mede o quanto as proporções das espécies estão igualmente distribuídas, podendo assumir valores de 0 (dominância total de uma espécie) a 1 (todas as espécies com a mesma proporção, isto é, $H' = H'_{max}$).

Um teste estatístico “ t ” a posteriori, proposto por Hutcheson (1970), foi aplicado para analisar a hipótese nula de não haver diferenças significativas entre os índices de Shannon-Wiener obtidos para os diferentes anos de estudo. Os índices de Shannon-Wiener (H') e Pielou (J'), assim como o teste “ t ”, foram calculados no programa PAST 2.17b (Hammer et al. 2001).

Para se conhecer o número de espécies mais importantes na dieta da abelha foi aplicado o teste do número aparente ($S_{aparente} = 2^{H'}$).

A importância da espécie mais abundante foi calculada através do índice de dominância de Berger-Parker ($d = N_{max}/N$).

O índice de Pianka (Pianka 1973) foi usado para medir a sobreposição do nicho entre cada par de espécies de abelhas.

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{jk}^2}}$$

No qual P_{ij} representa a ocorrência da planta i na dieta da abelha j e P_{ik} , a ocorrência de i na dieta da abelha k . O valor deste índice varia entre 0 (separação total) e 1 (sobreposição total). Para testar diferenças interespecífica na sobreposição de nicho foi empregado o teste de Kolmogorov-Smirnov.

2.4. Análise das redes de interação entre as abelhas e plantas usadas na dieta de imaturos

A partir dos dados binários (presença/ausência) de pólen do período de agosto de 2010 a julho de 2012, foram construídas matrizes de adjacência e avaliados seis descritores estruturais da rede: tamanho da rede, número de conexões possíveis, grau, grau médio, aninhamento e a modularidade.

O **tamanho da rede** foi obtido pelo número de espécies da rede ($S = a + p$), onde a é o número de espécies de abelhas e p o de espécies de plantas. A multiplicação dessas mesmas variáveis (ap) correspondeu ao valor de conexões possíveis (M) na rede.

O grau (k) representa o número de interações ocorridas na rede. Sendo o grau médio por planta obtido pelo número de interações ocorridas, dividido pelo número de espécies de plantas ($k_p = k/p$), ou no caso das abelhas, dividido pelo número de espécies de abelhas ($k_a = k/a$).

Para medir o grau de **aninhamento** das matrizes foi usado o índice *NODF* (Almeida-Neto et al. 2008), que varia de 0 (não aninhada) a 100 (perfeitamente aninhada). A significância de *NODF* foi estimada através de um procedimento de Monte Carlo com 1.000 aleatorizações, usando o modelo nulo Ce (modelo nulo 2, Bascompte et al. 2003), onde a

probabilidade de interação entre uma linha e uma coluna é proporcional ao total de interações de cada uma. O grau de aninhamento indica o quanto às interações envolvendo espécies especialistas (com poucas interações) estão representadas num subconjunto das espécies que interagem com as espécies generalistas (com muitas interações). Ambas as análises foram realizadas no programa Aninhado 3.0 (Guimarães & Guimarães 2006).

Para checar a existência de subgrupos dentro da rede, nos quais as espécies interagem mais entre si do que com outras espécies, foi realizada uma análise de modularidade. A modularidade foi calculada no software MODULAR (Marquitti et al. 2013), empregando a métrica M (Newman & Girvan 2004), comumente utilizada em estudos de redes ecológicas (Guimerà & Amaral 2005; Olesen et al. 2007), otimizada pelo algoritmo *simulated annealing* (Guimerà & Amaral 2005). Essa métrica varia de 0 (sem módulos) a 1 (módulos totalmente separados) e é expressa pela equação:

$$M = \sum_{s=1}^{N_M} \left(\frac{I_s}{I} - \left(\frac{k_s}{2I} \right)^2 \right)$$

Onde N_m é o número de módulos, I_s o número interações no módulo s , I o número de interações da rede, e k_s a soma dos graus de todas as espécies dentro do módulo s . A significância do valor de M foi avaliada pelo mesmo procedimento realizado para o aninhamento e teve o objetivo de testar se a rede fornecida era significativamente mais modular do que as redes geradas aleatoriamente com heterogeneidade similar nas interações entre espécies.

Com os dados ponderados (quantidade de pólen de cada tipo polínico utilizado por uma espécie de abelha), também foi construído uma matriz de adjacência e com uso do pacote Bipartite (Dormann et al. 2008) no programa R (R Development Core Team 2012) calculado a especialização complementar (H_2'). Esse índice avalia o quanto as interações de cada espécie diferenciam-se das outras na rede de interação e varia de 0 (todas as abelhas interagindo com as mesmas plantas) a 1 (cada abelha interagindo com um subconjunto de plantas).

Por influenciar os valores de aninhamento e modularidade, o tamanho da rede impossibilitaria a comparação dos índices NODF e M entre as redes do presente estudo. Portanto, os valores de NODF e M foram submetidos a uma padronização de efeito do tamanho (Standardized Effect Size - SES) (Ulrich & Gotelli 2007) como Z score ($Z = [x - \mu] / \sigma$). No qual x corresponde ao valor do índice observado, e μ e σ , respectivamente, à média e

ao desvio padrão dos 1000 valores dos índices atribuídos às redes geradas aleatoriamente. Esta padronização aponta o número de desvios padrão que o índice observado está acima ou abaixo da média dos índices das matrizes simuladas (Gotelli & McCabe 2002). Os valores maiores que zero indicam que o aninhamento ou a modularidade observados foram maiores que as médias dos aninhamentos e modularidade das matrizes simuladas; o contrário ocorreria com valores menores que zero.

3. Resultados

3.1. Dieta das abelhas que ocuparam os NAs

As espécies de abelhas encontradas na floresta higrófila estudada apresentaram um nicho trófico amplo, representado por um total de 59 espécies de plantas, sendo 48 no primeiro ano e 36 no segundo (Tabela 1). A dieta das abelhas foi composta por 78% de espécies de plantas nativas dessa formação vegetal. Os outros 22% corresponderam às espécies nativas do Brasil ou exóticas que foram introduzidas na área estudada e que se encontravam próximas aos ninhos-armadilha.

Também foi observado que a exploração dos recursos florais abrangeu toda a estratificação vertical, sendo as espécies de plantas arbóreas e herbáceas as mais usadas na dieta das abelhas (Tabela 1). No primeiro ano, *Tetrapedia diversipes* Klug e *Centris analis* Fabricius apresentaram dietas mais ricas, comparadas às demais espécies de abelhas, com 31 e 19 espécies de plantas respectivamente (Tabela 1). No segundo ano apenas *C. analis* se destacou das demais espécies apresentando sua dieta constituída por 18 espécies de plantas (Tabela 1).

A amplitude do nicho trófico variou de 0,213 para a espécie *Epanthidium* sp. a 1,541 para *Centris vittata* no primeiro ano, e de 0,253 para *Tetrapedia diversipes* a 1,319 para *Centris analis* no segundo, sendo observada diferença significativa pelo teste *t* de Hutcheson entre aquelas espécies de abelhas que ocorreram nos dois anos estudados ($p < 0,05$) (Tabela 2).

No primeiro ano a menor e maior equitatividade (*J'*) foram apresentadas por *Euglossa townsendi* Cockerelle e *C. vittata* respectivamente, enquanto que no segundo ano *T. diversipes* e *Epanthidium* sp. foram os detentores do menor e maior valor (Tabela 2).

O número de espécies de plantas intensivamente usadas na dieta das abelhas foi relativamente baixo e inversamente proporcional à dominância, variando de $S_{aparente}=1,159$ para *Epanthidium* sp. à $S_{aparente}=2,910$ para *C. vittata* no primeiro ano (Tabela 2). No segundo

ano a variação foi de $S_{aparente}=1,192$ para *T. diversipes* à $S_{aparente}=2,495$ para *C. analis* (Tabela 2). Isso mostra que a maioria das dietas foi constituída por uma ou no máximo três espécies de plantas intensivamente exploradas pelas abelhas, ou seja, espécies de plantas que corresponderam a mais de 45% da dieta total anual. Algumas espécies como *Epanthidium* sp. no primeiro ano de estudo e *T. diversipes* no segundo, tiveram 90% de suas dietas compostas por apenas uma espécie de planta. O pólen de *Malpighia emarginata* foi o mais comum na dieta de *C. analis* durante todo o período estudado (Tabela 1). *Tetrapedia diversipes* usou intensivamente pólen de *Pereskia grandifolia* no primeiro ano e no segundo usou mais de *M. emarginata* (Tabela 1). *Centris tarsata* coletou predominantemente pólen de *Miconia chamissois* e *Machaerium hirtum* no primeiro ano e de *Chamaecrista* sp. e *Byrsonima* sp. no ano seguinte (Tabela 1). No ano em que ocorreu, *Centris vittata* apresentou a maioria dos grãos de pólen de *Cuphea melvilla*. *Euglossa townsendi* usou mais o pólen de *Miconia chamissois* no primeiro ano e de *Solanum paniculatum* no segundo (Tabela 1, Fig. 2A e B).

Quanto à sobreposição do nicho trófico, no primeiro ano, o maior valor foi observado entre *C. tarsata* x *C. vittata* ($O_{jk}=0,500$) e *C. vittata* x *Epanthidium* sp. ($O_{jk}=0,471$) (Tabela 2 e Fig. 1A). No segundo ano o maior valor foi observado entre *T. diversipes* e *C. analis* ($O_{jk}=0,535$) (Tabela 2 e Fig. 1B). Nesse último ano, a maioria das espécies apresentou uma sobreposição de nicho menor que 35%. Tanto no primeiro ano, como no segundo, a sobreposição do nicho trófico entre algumas das espécies de abelhas que ocuparam os NAs foi significativamente diferente (Tabela 2).

Tabela 1. Espécies de plantas usadas na dieta das abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. Os valores em negrito representam as especies dominantes na dieta das abelhas (>45%). Abrev.: abreviao dos nomes das especies de plantas, Cod.: Codigo das especies de plantas, *C.a*: *Centris analis*, *C.t*: *Centris tarsata*, *C.v*: *Centris vitata*, *E.sp*: *Epanthidium* sp., *Eg.to*: *Euglossa townsendi*, *Eg.tr*: *Euglossa truncata*, *M.sp*: *Megachile* sp. *T.d*: *Tetrapedia diversipes*. Ha/Fv: habito e forma de vida, arb: arboreo; arbus: arbustivo; herb: herbaceo; lia: liana.

Cod.	Abrev.	Especie /Tipos polnicos	Ha/Fv	Especies de Abelhas												
				Ano 1						Ano 2						
				<i>C.a</i>	<i>C.t</i>	<i>C.v</i>	<i>E.sp</i>	<i>Eg.to</i>	<i>T.d</i>	<i>C.a</i>	<i>C.t</i>	<i>E.sp</i>	<i>Eg.to</i>	<i>Eg.tr</i>	<i>M.sp</i>	<i>T.d</i>
1	Anamac	<i>Anadenanthera macrocarpa</i>	arb	0,03				0,06								
2	Bansp1	<i>Banisteriopsis</i> sp1	-	0,01												
3	Bansp2	<i>Banisteriopsis</i> sp2	-						0,14							
4	Big	<i>Bignoniaceae</i>	-									0,23				
5	Byrsp	<i>Byrsonima</i> sp.	-	0,08		5,63	94,50		4,23			0,34	32,13			0,50
6	Cajcaj	<i>Cajanus cajan</i>	arbus	1,60					0,04			15,96				
7	Carpap	<i>Carica papaya</i>	arb						0,15							
8	Celigu	<i>Celtis iguanaea</i>	arb									0,62				
9	Chamsp	<i>Chamaecrista</i> sp.	-						0,04				41,81			
10	Comdif	<i>Commelina diffusa</i>	herb					0,06								
11	Corver	<i>Cordia verbenaceae</i>	arbus						0,01							
12	Cropal	<i>Crotalaria pallida</i>	herb													1,50
13	Croflo	<i>Croton floribundus</i>	arb	0,14					6,42			0,23				
14	Cupmel	<i>Cuphea melvilla</i>	herb	0,21		41,86			0,26			1,68				1,50
15	Dessp	<i>Desmodium</i> sp.	-													48,25
16	Emisp	<i>Emilia</i> sp.	herb			0,05			0,07							
17	Eucsp	<i>Eucalyptus</i> sp.	arb						0,02							
18	Fripla	<i>Fridericia platyphylla</i>	lia	0,57												
19	Calpar	<i>Galinsoga parviflora</i>	herb						0,12							
20	Hanimp	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	arb									0,20		0,75		
21	Hansp	<i>Handroanthus</i> sp.	-	0,12												
22	Hetsp	<i>Heteropteris</i> sp.	-						0,06							
23	Hypsua	<i>Hyptis suaveolens</i>	herb			0,05	5,50		0,03							

Continuação da Tab. 1

Cód.	Abrev.	Espécie/Tipos polínicos	Ha/Fv	Espécies de Abelhas													
				Ano 1						Ano 2							
				C.a	C.t	C.v	E.sp	Eg.to	T.d	C.a	C.t	E.sp	Eg.to	Eg.tr	M.sp	T.d	
24	Ind	Indeterminado	-							0,01							
25	Ipcocai	<i>Ipomoea cairica</i>	lia	0,04				0,13			0,09						
26	Jacsp	<i>Jacquemontia</i> sp.	lia	0,02													
27	Jussp	<i>Justicia</i> sp.	herb									32,75					
28	Kiesp	<i>Kielmeyera</i> sp.	-					1,38									
29	Lancam	<i>Lantana camara</i>	arbus													12,63	
30	Ludsp	<i>Ludwigia</i> sp.	-						6,25								
31	Machir	<i>Machaerium hirtum</i>	arb	25,32	46,25	17,94			2,75	26,70		67,25				37,00	
32	Malema	<i>Malpighia emarginata</i>	arb	66,27	3,75	3,42			6,40	49,54	1,06						95,50
33	Malsp	<i>Malpighiaceae</i>	-		0,63				0,28							0,13	
34	Miccha	<i>Miconia chamissois</i>	arb		49,38	0,10		86,19	0,03				10,00	3,75			
35	Micjuc	<i>Miconia jucunda</i>	arb						0,02					1,50			
36	Mimcae	<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	arb	0,01					0,03								
37	Mimqua	<i>Mimosa quadrivalvis</i>	arbus					1,75								0,13	0,25
38	Momcha	<i>Momordica charantia</i>	lia						0,06								
39	Muncal	<i>Muntingia calabura</i>	arb										18,50				
40	Necmeg	<i>Nectandra megapotamica</i>	arb						1,31								
41	Palcro	<i>Palicourea croceoides</i>	arbus	0,11				0,56					12,50				
42	Pauele	<i>Paullinia elegans</i>	lia	0,07					0,62	0,03							0,25
43	Pergra	<i>Pereskia grandifolia</i>	arb	0,11					68,74	0,12							1,50
44	Pesfuc	<i>Peschiera fuchsiaefolia</i>	herb					0,38					0,25				
45	Psigua	<i>Psidium guajava</i>	arb					0,25	0,08	0,02			0,50	7,00			
46	Rubsat	<i>Rubus sativus</i>	arbus						0,07								
47	Seclan	<i>Securidaca lanceolata</i>	lia													0,13	
48	Senpol	<i>Senegalia polyphylla</i>	arb						0,09	0,01							
49	Senobt	<i>Senna obtusifolia</i>	herb					1,25	0,04		9,25						
50	Senocc	<i>Senna occidentalis</i>	herb			16,93		1,06									
51	Senrug	<i>Senna rugosa</i>	arbus								15,75		87,75				
52	Sensp	<i>Senna</i> sp.	-						0,02	0,31							0,50

Continuação da Tab. 1

Cód.	Abrev.	Espécie/Tipos polínicos	Ha/Fv	Espécies de Abelhas												
				Ano 1						Ano 2						
				<i>C.a</i>	<i>C.t</i>	<i>C.v</i>	<i>E.sp</i>	<i>Eg.to</i>	<i>T.d</i>	<i>C.a</i>	<i>C.t</i>	<i>E.sp</i>	<i>Eg.to</i>	<i>Eg.tr</i>	<i>M.sp</i>	<i>T.d</i>
53	Serlet	<i>Serjania lethalis</i>	lia	0,05						1,61	0,01					
54	Solpan	<i>Solanum paniculatum</i>	arbus					5,06								56,75
55	Solsis	<i>Solanum sisymbriifolium</i>	herb	2,05							0,02					
56	Stacay	<i>Stachytarpheta cayennensis</i>	herb										0,75			
57	Syscum	<i>Syzygium cumini</i>	arb			14,02										
58	Tabins	<i>Tabebuia insignis</i>	arb					1,88								
59	Vigsp	<i>Vigna sp.</i>	lia	3,19												0,25
Total de espécies usadas				19	4	9	2	13	31	18	5	2	8	4	8	7

Tabela 2. Número de ninhos (N), riqueza de plantas (S), amplitude de nicho (H'), equitatividade da amplitude do nicho (J'), número aparente de espécies de plantas ($S_{aparente}$), dominância de Berger-Parker (d), sobreposição de nicho (O_{jk}) entre abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012. *C.a*: *Centris analis*, *C.t*: *Centris tarsata*, *C.v*: *Centris vittata*, *E.sp*: *Epanthidium* sp., *Eg.to*: *Euglossa townsendi*, *Eg.tr*: *Euglossa truncata*, *M.sp*: *Megachile* sp. *T.d*: *Tetrapedia diversipes*.

Especies	N	S	H'	J'	S_{ap}	d	O_{jk}					
							<i>C.t</i>	<i>C.v</i>	<i>E.sp</i>	<i>Eg.to</i>	<i>T.d</i>	
Ano 1												
<i>Centris analis</i>	31	19	0,975*	0,331	1,965	0,663	0,229**	0,306	0,162**	0,127	0,412	
<i>Centris tarsata</i>	2	4	0,860*	0,620	1,815	0,494		0,500	-	0,139	0,359	
<i>Centris vittata</i>	5	9	1,541	0,701	2,910	0,419			0,471	0,185	0,419**	
<i>Epanthidium</i> sp.	1	2	0,213*	0,307	1,159	0,945				-	0,254**	
<i>Euglossa townsendi</i>	4	13	0,669*	0,261	1,590	0,862					0,149**	
<i>Tetrapedia diversipes</i>	25	31	1,284*	0,374	2,436	0,687						
							<i>C.t</i>	<i>E.sp</i>	<i>Eg.to</i>	<i>Eg.tr</i>	<i>M.sp</i>	<i>T.d</i>
Ano 2												
<i>Centris analis</i>	29	18	1,319	0,456	2,495	0,495	0,211**	0,167**	0,167	0,118	0,083	0,535**
<i>Centris tarsata</i>	4	5	1,289	0,801	2,444	0,418		-	-	0,224	-	0,338
<i>Epanthidium</i> sp.	1	2	0,632	0,912	1,550	0,673			-	-	0,250	-
<i>Euglossa townsendi</i>	1	8	1,239	0,596	2,360	0,568				0,354	-	-
<i>Euglossa truncata</i>	1	4	0,487	0,351	1,401	0,878					-	-
<i>Megachile</i> sp.	2	8	1,084	0,521	2,120	0,483						0,134
<i>Tetrapedia diversipes</i>	1	7	0,253	0,130	1,192	0,955						

* Diferenca significativa na amplitude do nicho trofico ($p < 0,05$) entre os dois anos de estudo pelo teste t de Hutcheson. **Diferenca significativa na sobreposio do nicho pelo teste de Kolmogorov-Smirnov.

3.2. Variação temporal nas redes de interações entre abelhas e plantas

Analisando a comunidade como um todo, durante os dois anos de estudo foram observados um total de 107 interações (k) entre as oito espécies de abelhas e as 59 espécies de plantas usadas em suas dietas. O grau médio por planta ($k_p=1,814$) foi baixo quando comparado ao observado para as abelhas ($k_a=13,375$), indicando que em média cada planta interagiu com menos de duas espécies de abelhas. Ao considerar os dados de cada ano separadamente foi possível notar que houve uma redução no número de interações ocorridas do primeiro para o segundo ano ($k_{ano1}=78$; $k_{ano2}=52$) (Tabela 3).

O aninhamento também foi baixo e não significativo nas redes de interações analisadas para cada ano (Tabela. 3), mostrando que as espécies de abelhas mais especialistas não concentraram suas interações apenas com espécies de plantas mais generalistas, conferindo pouca assimetria quando representas nos grafos bipartidos (Fig. 2). O valor de Z-score para o aninhamento das redes foi negativo no primeiro ano, o que mostra que essa rede foi menos aninhada que a média das matrizes simuladas (Tabela 3).

Apesar de algumas espécies de abelhas no primeiro ano terem visitado o mesmo conjunto de espécies de plantas no segundo ano, nesse último, tais abelhas interagiram com menos espécies de plantas (apresentaram um grau menor) (Fig. 1A e B). Isso levou à menos interações na rede do segundo ano, onde foi observado que as abelhas interagiram mais com um determinado subgrupo do que com outro, formando grupos mais evidentes nessa rede (Fig. 1). Contudo a modularidade não foi significativa ($p>0,05$). O valor de Z-score foi maior que zero indicando que a modularidade observada foi maior que a média das matrizes aleatórias. Os valores de Z-score para a modularidade diferiram entre as redes do ano 1 e 2.

Com a análise dos grafos gerados foi possível notar que as plantas localizadas mais ao centro da rede no primeiro ano (círculos 5, 31, 32, 34 na Fig. 1A) estão interagindo diretamente com quatro espécies de abelhas, mas no segundo essas mesmas espécies de plantas interagem com apenas duas ou três espécies de abelhas (Fig. 1B). As principais plantas que conectaram os grupos funcionais nas redes (módulos) foram *Byrsonima* sp., *Machaerium hirtum* (Vell.) Stellfeld, *Malpighia emarginata* DC. e *Miconia chamissois* Naudin (Tabela 1), sendo essas as mais importantes para a manutenção da estrutura da comunidade estudada, uma vez que foram usadas pela maioria das espécies de abelhas. O índice de especialização (H_2') mostrou que a comunidade de abelha que nidificaram nos ninhos-armadilha é mais especializada, sendo os valores desse índice conservado entre os dois anos de estudo (Tabela 3).

Tabela 3. Características das redes de interações entre plantas e abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2012.

	Geral	Ano 1	Ano 2
Nmero de espcies de plantas (p)	59	48	36
Nmero de espcies de abelhas (a)	8	6	7
Tamanho da rede ($S= a+p$)	67	54	43
Conexes possveis ($C= ap$)	472	288	252
Nmero total de interaes ocorridas (k)	107	78	52
Grau mdio por planta (k_p)	1,814	1,625	1,444
Grau mdio por abelha (k_a)	13,375	13	7,429
NODF	28,62*	33,01	24,12
Z-score de NODF	-0,0015	-0,0004	0,0002
Modularidade (M)	0,405	0,425	0,543
Z-score da modularidade	-0,182	0,565	1,346
Mdulos	6	4	4
H_2' (especializao)	0,714	0,783	0,749

* $p < 0,05$

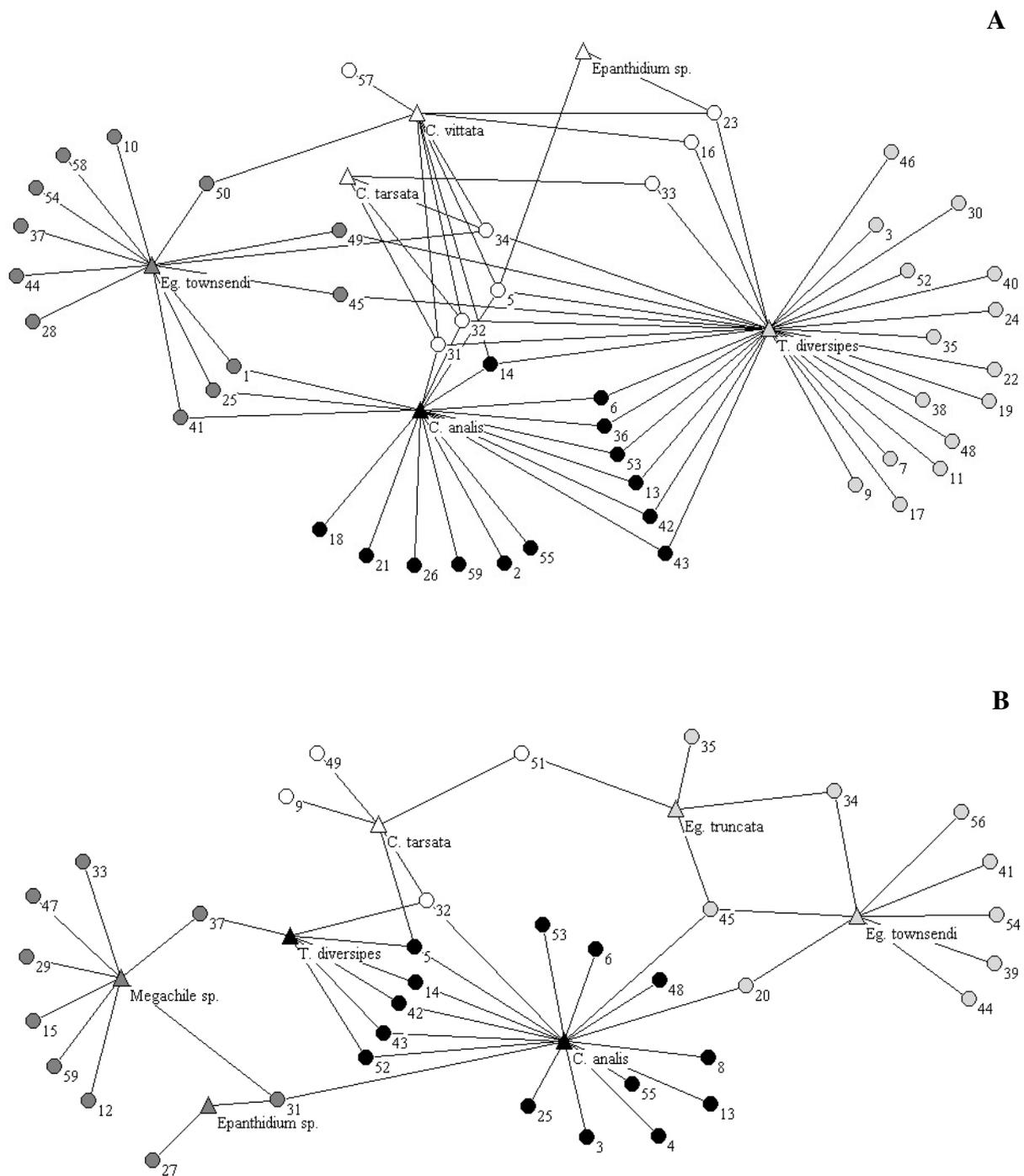


Figura 1. Redes de interações entre plantas e abelhas que nidificaram nos ninhos-armadilha na floresta higrófila na Reserva Toca da Paca, Guatapar-SP, no perodo de agosto de 2010 a julho de 2011 (A) e entre agosto de 2011 e julho de 2012 (B). Os crculos representam as espcies de plantas e os tringulos s espcies de abelhas; os nmeros correspondentes as plantas esto apresentados na Tabela 1. Os tons de cinza indicam os mdulos detectados em nossas anlises.

4. Discussão

A dieta das abelhas constituída principalmente por espécies de plantas nativas distribuídas em toda a estratificação vertical, mostra a importância de se conhecer e preservar as plantas que compõem a floresta higrófila (Capítulo I). Os estratos mais explorados pelas abelhas corresponderam aos mais representativos e com mais espécies melitófilas. Em um estudo feito em vegetação de cerrado sentido restrito com abelhas do gênero de *Xylocopa* (Silva 2009), mostrou que a maioria das espécies de plantas usadas na dieta de tais abelhas pertenceu ao estrato arbustivo, o qual foi o mais representativo e com maior disponibilidade de pólen nas áreas estudadas pela autora. Dados semelhantes foram obtidos também no estudo feito por Aleixo (2013) em área urbanizada, onde *Scaptotrigona* aff. *depilis*, forrageou intensivamente nos estratos mais representativos e com maior disponibilidade de recursos florais.

O amplo nicho trófico das espécies mais abundantes encontradas nos NAs na floresta higrófila (Capítulo II), *C. analis* e *T. diversipes*, também foi relatado em outros estudos. A dieta de *C. analis* pode variar entre seis a 72 tipos polínicos (Quiroz-Garcia et al. 2001; Dórea et al. 2010a; Silva et al. 2010b; Roubik & Villanueva-Gutiérrez 2009; Rabelo et al. 2012; Santos et al. 2013). Em *T. diversipes* a dieta pode ser composta por 18 (Menezes et al. 2012) à 34 tipos polínicos (Coelho et al. 2010). *Centris tarsata*, que utilizou apenas oito plantas durante os dois anos do nosso estudo, também já teve sua dieta avaliada por outros autores (Dórea et al. 2010b; Gonçalves et al. 2012) tendo apresentado até o momento uma amplitude máxima de 20 plantas. A variação na amplitude do nicho dessas três espécies de abelhas, além de ser causada pelas diferenças na composição florística em cada área pelos autores estudada, também pode ser explicada pelo período de amostragem (estação do ano) e número de amostras analisadas. As demais espécies de abelhas ocuparam os NAs de maneira esporádica e ainda são pouco estudadas quanto à sua dieta, sendo o resultado do presente estudo um dos poucos a avaliar o nicho trófico delas.

Os valores obtidos do $S_{aparente}$, proporcionalmente inversos aos valores de dominância, comprovam que independentemente da amplitude da dieta de cada espécie de abelha, todas elas concentraram a coleta, principalmente de pólen, em poucas espécies de plantas. Embora o néctar seja uma fonte imprescindível de carboidratos para as abelhas, não se conhece uma espécie especialista na coleta deste recurso, sendo as abelhas mais generalistas no uso do mesmo (Wcislo & Cane 1996; Minkley et al. 1999). Por outro lado, espécies especialistas na coleta de pólen ou óleo dificilmente deixam de forragear por estes recursos preferencialmente

em uma ou poucas espécies de um conjunto de plantas estreitamente relacionadas pelas quais tem preferência (Wcislo & Cane. 1996; Minkley et al. 1999). O presente trabalho também corroborou uma relação mais estreita entre espécies de abelhas comumente encontradas em ninhos-armadilha e com ampla distribuição (ver Garófalo et al. 2004) com a coleta de pólen de algumas plantas. As abelhas da tribo Centridini mostraram preferência por plantas da família Malpighiaceae, *Miconia chamissois* (Melastomataceae), *Chamaecrista* sp. (Fabaceae-Caesalpinioideae) e por *Solanum paniculatum* (Solanaceae), relação esta já observada por outros autores em diferentes formações vegetais (Aguiar et al. 2003; Ribeiro et al. 2008; Dórea et al. 2010b; Gonçalves et al. 2012; Santos et al. 2013). O mesmo pode ser observado para *Tetrapedia diversipes* com plantas com flores em forma de taça e com pólen abundante do gênero *Ludwigia* (Onagraceae) (Coelho et al. 2010; Menezes et al. 2012; Alves-dos-Santos, 1999) e Cactaceae (Alves-dos-Santos, 1999) e para abelhas *Euglossa* com plantas com anteras poricidas das famílias Melastomataceae, Solanaceae e Fabaceae, especialmente *Miconia chamissois*, *Solanum paniculatum* e *Senna rugosa* (Arriaga & Hernández 1998; Cortopassi-Laurino et al. 2009; Rocha-Filho et al. 2012; Villanueva-Gutierrez et al. 2013). Tanto *Epanthidium* sp. quanto *Megachile* sp. usaram em suas dietas espécies de plantas da família Fabaceae-Papilionoideae, como *Desmodium* sp. e *Machaerium hirtum*. Essa espécie de *Megachile* apresenta escopa abdominal e como outras abelhas desse gênero são comumente relacionadas à polinização eficiente de plantas com flores estandartes, como a alfafa (*Medicago sativa* L.) (O'Neill et al. 2004).

A variação temporal na dieta e nas redes de interações entre as abelhas e as plantas, claramente observada nesse estudo, podem ser explicadas, pelo menos em parte, pelas ligações proibidas, que consistem em interações que não ocorrerem devido às incompatibilidades morfológicas e/ou fenológicas (Jordano et al. 2003; Olesen et al. 2010). O desencontro fenológico é tido como uma das principais restrições que molda as redes mutualísticas, explicando em torno de um terço das interações não observadas (Olesen et al. 2010). Esse fator parecer ter sido determinante na variação da dieta de *Epanthidium* sp. que apresentou dietas extremamente diferentes entre os dois anos. As fêmeas dessa abelha fundaram seus ninhos em meses diferentes entre os dois anos (Capítulo II), impossibilitando o encontro com as mesmas espécies de plantas do ano anterior em floração. Isso mostra que apesar de apresentarem certa afinidade por coletar recursos florais em algumas espécies de plantas as abelhas também são flexíveis a certo nível de mudanças que possam ocorrer na disponibilidade dos recursos florais (Silva 2009).

O outro fator que contribuiu para a variação temporal nas interações foi abundância das abelhas. Àquelas espécies que apresentaram uma diminuição nas atividades de nificação de um ano para o outro, também mostraram uma redução no número de interações (k). Esse fato foi bem ilustrado pela espécie *T. diversipes* que no segundo ano foi representada por apenas um ninho, em contrapartida com o primeiro ano, onde foram fundados 28. Essa abelha interagiu com 31 espécies de plantas no primeiro ano e em virtude do decréscimo na sua abundância, no segundo foram registradas interações com apenas sete espécies de plantas. Todas as espécies de plantas usadas que compuseram a dieta de *T. diversipes* no segundo ano, estiveram presentes no primeiro ano, com exceção de *Mimosa quadrivalvis*. Segundo Vázquez et al. (2007) o menor número de abelhas em atividade simplesmente, por uma questão de probabilidade, reduz as chances de interagir com as espécies disponíveis.

A comunidade de abelhas estudada apresentou um padrão não aninhado. Segundo Guimarães et al. (2006) a maioria das redes mutualísticas facultativas apresentam um padrão aninhado. Bezerra et al. (2009) analisando as interações com polinizadores de flores produtoras de óleo, que correspondem à 50% das abelhas do presente estudo, obtiveram uma rede bastante aninhada. O não aninhamento nas redes observadas no presente estudo, pode ser consequência do pequeno tamanho das redes. Ao avaliar ambas as redes como uma só geral, aumentando seu tamanho, o aninhamento foi significativo, demonstrando a importância de estudos de longo prazo para melhor conhecer a topologia da rede de um determinado local. Isso corrobora o observado por Bascompte et al. (2003), que ao estudar o aninhamento de várias redes de polinização, verificou que as maiores, especialmente aquelas com riqueza superior a 50 espécies, aumentavam expressivamente a proporção de redes aninhadas. Das cinco redes de abelhas Centridini e flores de Malpighiaceae analisadas por Mello et al. (2013), as duas menores também não foram significativamente aninhadas. Outra razão para o não aninhamento em ambos os anos foi a alta especialização da rede, que pode ser verificada pelos altos valores de H_2' . Além disso, o grande número de espécies de plantas interagindo exclusivamente com apenas uma espécie de abelha, que frequentemente não era a abelha mais generalista da rede, gerou pouca assimetria nos grafos e consequentemente o não aninhamento. O padrão aninhado confere uma maior robustez a rede, tornando-a mais estável a perda de espécies (Bascompte et al. 2006). Isso ocorre porque quando uma espécie especialista vem a faltar na rede ela provavelmente não causará a extinção de outra espécie, uma vez que ela poderia interagir com uma espécie generalista que não dependia apenas dessa interação, diluindo a influência deletéria (Guimarães et al. 2007). Num cenário onde muitos

habitats naturais tem diminuído por ações antrópicas (Pimm & Raven 2000) e evidências de que significativas mudanças climáticas tem ocorrido num curto espaço de tempo (Easterling et al. 2000), a robustez conferida pelo aninhamento é uma característica extremamente importante e desejada para que o menor número de espécies se extinga.

A extinção ou drástica redução de uma espécie pode ter consequências variadas para a rede de interação. No presente estudo uma redução drástica na atividade de *T. diversipes* ocorreu do primeiro para o segundo ano. Essa abelha foi a que apresentou maior número de interações no primeiro ano e junto com *Centris analis* eram as que compartilhavam mais plantas com as outras espécies de abelhas da rede. Simulações de extinções em rede mostram que redes mutualistas são tolerantes a retirada de espécies aleatórias, mas podem entrar em colapso caso as extinções ocorram com espécies mais generalistas (Kaiser-Bunbury et al. 2010). No entanto, devido a dinâmica das redes é difícil prever com exatidão se a extinção de espécies não serão equilibradas com novas interações que poderão surgir entre as espécies que permaneceram na rede ou até mesmo novas espécies que antes não faziam parte da rede. Dupont et al. (2009) sugere que apesar de variações anuais ocorridas no número de espécies e interações, a estrutura das redes permanecem constantes, o que indica que espécies extintas podem ser substituídas por outras topologicamente similares. A estrutura das redes, como aninhamento e H_2' de fato pouco se alteram de um ano para o outro. Já a modularidade sofreu uma maior variação, porém assim como o aninhamento continuou não sendo significativo. Ainda assim, a drástica diminuição da atividade de *T. diversipes* de um ano para o outro fez com que 10 das plantas que interagiam exclusivamente com essa abelha deixassem a rede. Essas plantas representavam 21% das espécies vegetais do primeiro ano, o que demonstra que a maior parte das interações exclusivas pode não ser substituída por novas interações com outras abelhas da rede, nem mesmo com *C. analis* com quem era topologicamente mais semelhante. Para a planta *Pereskia grandifolia*, em especial, a redução de *T. diversipes* significou um grande impacto negativo, pois a participação desta planta na rede ocorria quase que exclusivamente com *T. diversipes*.

Mesmo a modularidade não sendo significativa, os grafos ilustram, mais evidentemente no segundo ano, que há formação de quatro módulos composto por três grupos principais nas redes representados por: Megachilidae, abelhas coletoras de óleos e Euglossini. Nos dois últimos grupos estão aquelas espécies de abelhas que vibram, mais *T. diversipes*, e que apresentaram uma maior sobreposição de nicho entre elas. A filogenia do grupo pareceu

determinar tal padrão de interação na comunidade das espécies de abelhas que ocuparam os NAs na floresta higrófila estudada.

Para concluir, as variações mostradas no presente estudo confirmaram que as interações entre abelhas e plantas são dinâmicas e oportunistas, e sofrem alterações de um ano para o outro nas interações realizadas por cada espécie e principalmente na intensidade entre as interações. Desencontros fenológicos entre o período de floração e nidificação de abelhas, como apontado por Vázquez et al. (2009) e Olesen et al. (2010), foram um dos principais responsáveis por moldar as redes de interação. A abundância também contribuiu para explicar boa parte das variações ocorridas entre os anos. Por fim, a proximidade filogenética mostrou ter papel importante na compreensão da sobreposição de nicho ocorrida entre as abelhas estudadas.

Agradecimentos

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

5. Referências Bibliográficas

- Aguiar CML, Dórea MC, Santos FAR, Santos RM, Almeida GF. 2010. Contribuições da entomopalinologia para o estudo das interações entre abelhas Centridini e plantas brasileiras. Pp. 288-292. In: Anais do IX Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto.
- Aguiar CML, Zanella FCV, Martins CF, Carvalho CAL. 2003. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na Caatinga para obtenção de recursos florais. *Neotropical Entomology*, 32(2): 247-259.
- Alarcón R, Waser NM, Ollerton J. 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. *Oikos* 117: 1796-1807.
- Aleixo KP. 2013. Sazonalidade na disponibilidade de alimento e dinâmica de forrageamento em *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). Dissertação (Mestrado em Entomologia). Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, Ribeirão Preto. 87p.
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD, Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Alves-dos-Santos I. 1999. Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restinga e dunas do litoral norte do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 43(3/4): 191-223.

- Arriaga ER, Hernández EM. 1998. Resources foraged by *Euglossa atrovirens* (Apidae: Euglossinae) at Union Juárez, Chiapas, Mexico. A palynological study of larval feeding. *Apidologie* 29(4): 347-359.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 9383-9387.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.
- Bezerra ELS, Machado IC, Mello MAR. 2009. Pollination networks of oil-flowers: A tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology*. 78: 1096–1101.
- Coelho TA, Araujo RBSP, Cordeiro GD, Silva CI, Krug C, Alves-dos-Santos I. 2010. Rede de interação das plantas visitadas por *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae: Tetrapediini) revelada por análise polínica do alimento larval. Pp. 455. In: Anais do IX Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto.
- Cortopassi-Laurino M, Zillikens A, Steiner J. 2009. Pollen sources of the orchid bee *Euglossa annectans* Dressler 1982 (Hymenoptera: Apidae, Euglossini) analyzed from larval provisions. *Genetics and Molecular Research* 8(2): 546-56.
- Dorado J, Vázquez DP, Stevani EL, Chacoff NP. 2011. Rareness and specialization in plant-pollinator networks. *Ecology* 92:19-25.
- Dórea MC, Aguiar CML, Figueroa LER, Lima LCLE, Santos FAR. 2010b. Pollen residues in nests of *Centris tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in a tropical semiarid area in NE Brazil. *Apidologie* 41: 557-567.
- Dórea MC; Aguiar CML, Figueroa LER, Lima LCLE, Santos FAR. 2010a. Residual pollen in nests of *Centris analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in an area of caatinga vegetation from Brazil. *Oecologia Australis* 14(1): 232-237.
- Dormann CF, Gruber B, Fründ J. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News* 8(2): 8-11.
- Dupont YL, Padrón B, Olesen JM, Petanidou T. 2009. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. *Oikos* 118: 1261-1269.
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns LO. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science* 289: 2068-2074.
- Erdtman G. 1960. The acetolized method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54: 561-564.
- Garófalo CA, Martin CF, Alves dos Santos I. 2004. The Brazilian solitary bee species caught in trap nests. Pp. 77-84. In: B.M. Freitas, J.O. Pereira (eds.), *Solitary Bees, Conservation, Rearing and Management for Pollination*, Imprensa Universitária, Fortaleza.
- Gonçalves L, Silva CI, Buschini MLT. 2012. Collection of Pollen Grains by *Centris(Hemisiella)tarsata* Smith (Apidae: Centridini): Is *C. tarsata* an Oligolectic or Polylectic Species? *Zoological Studies* 51(2): 195-203.
- Gotelli NJ, McCabe DJ. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091-2096.
- Guimarães PR, Rico-Gray V, Rei, SF, Thompson JN. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273(1597): 2041-2047.
- Guimarães PR, Rico-Gray V, Oliveira PS, Izzo TJ, Reis SF, Thompson JN. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology* 17: 1-7.
- Guimarães PR. 2010. A estrutura e dinâmica evolutiva de redes mutualísticas. *Ciência e Ambiente* 39: 137-148.

- Guimerà R, Amaral LAN. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433(7028): 895-900.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9. Disponível em: <http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm>. Acessado em: abr. 2013.
- Hutcheson K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29:151–154.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen J. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- Kaiser-Bunbury CN, Muff S, Memmott J, Müller CB, Caflisch A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13(4): 442-52.
- Köppen, W.1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México. 478p.
- Marquitti FMD, Guimaraes PR, Pires MM, Bittencourt LF. 2013. MODULAR: Software for the Autonomous Computation of Modularity in Large Network Sets. *Ecography*. Disponível em: <[arXiv:1304.2917](https://arxiv.org/abs/1304.2917)>. Acessado em: out. 2013.
- Mello MAR, Bezerra ELS, Machado IC. 2013. Functional roles of Centridini oil bees and Malpighiaceae oil flowers in biome-wide pollination networks. *Biotropica* 45(1): 45-53.
- Menezes GB, Gonçalves-Esteves V, Bastos EMAF, Augusto SC, Gaglianone MC. 2012. Nesting and use of pollen resources by *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae) in Atlantic Forest areas (Rio de Janeiro, Brazil) in different stages of regeneration. *Revista Brasileira de Entomologia* 56(1): 86-94.
- Minckley RL, Cane JH, Kervin L, Roulston TH. 1999. Spatial predictability and resource specialization of bees (Hymenoptera: Apoidea) at a superabundant, widespread resource. *Biological Journal of the Linnean Society* 67(1): 119-147.
- Montero I, Tormo, R. 1990. Análisis polínico de mieles de cuatro zonas montañosas de Extremadura. *Anales de la Asociación Palinológica de la Lengua Española* 5: 71-78.
- Newman MEJ, Girvan M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E* 69(2): 026113.
- Olesen J, Bascompte J, Dupont Y, Elberling H, Rasmussen C, Jordano P. 2010. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* 278: 725-732.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America* 104(50): 19891-19896.
- Olesen JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89: 1573-1582.
- O'Neill KM, O'Neill RP, Blodgett S, Fultz JE. 2004. Variation in *Megachile rotundata* pollen load composition in relation to flower diversity (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 77(4): 619-625.
- Petanidou T, Kallimanis AS, Tzanopoulos J, Sgardelis SP, Pantis JD. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology letters* 11: 564-75.

- Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pimm SL, Raven P. 2000. Biodiversity: Extinction by numbers. *Nature* 403(6772): 843-845.
- Quiroz-Garcia DL, Martinez-Hernandes E, Palacios-Chavez R, Galindo-Miranda NE. 2001. Nest provisions and pollen foraging in three species of solitary bees (Hymenoptera: Apidae) from Jalisco, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society* 74(2): 61-69.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing (version 2.15.2). Vienna, Austria.
- Rabelo LS, Vilhena AMGF, Bastos EMAF, Augusto SC. 2012. Larval food sources of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Apidae), an oil-collecting bee. *Journal of Natural History* 46 (17-18): 1129-1140.
- Ribeiro EKMD, Rêgo MMC, Machado ICS. 2008. Cargas polínicas de abelhas polinizadoras de *Byrsonima chrysophylla* Kunth. (Malpighiaceae): fidelidade e fontes alternativas de recursos florais. *Acta Botanica Brasilica* 22(1): 165-171.
- Robertson C. 1929. Flowers and insects: lists of visitors of four hundred and fifty three flowers. Carlinville, USA. 221p.
- Rocha-Filho LC, Krug C, Silva CI, Garófalo CA. 2012. Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche* 2012 Article ID 934951: 13 pages.
- Roubik DW, Villanueva-Gutiérrez R. 2009. Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 152-160.
- Rust RW, Cambon G, Torregrossa JP, Vaissière BE. 2004. Nesting biology and foraging ecology of the woodboring bee *Lithurgus chrysurus* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 77: 269-279.
- Salgado-Labouriau ML. 1973. Contribuição à palinologia dos cerrados. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 291p.
- Salgado-Labouriau, M.L. 2007. Critérios e Técnicas para o Quaternário. Editora Edgard Blücher, São Paulo. 387p.
- Santos RM, Aguiar CML, Dórea MC, Almeida GF, Santos FAR, Augusto SC. 2013. The larval provisions of the crop pollinator *Centris analis*: pollen spectrum and trophic niche breadth in an agroecosystem. *Apidologie* 44: 630-641.
- Shannon CEA. 1948. Mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27(3): 379-423.
- Silva CI, Castro MMN, Faria LB, Aleixo KP, Garófalo CA. 2010b. Identificação dos recursos florais utilizados por *Centris (Heterocentris) analis* a partir do resíduo pós-emergência de ninhos. Pp. 454. In: Anais do IX Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto.
- Silva CI, Mello AR, Oliveira PE. 2010a. A palinologia como uma ferramenta importante nos estudos das interações entre *Xylocopa* spp. e plantas no cerrado. Pp. 292-299. In: Anais do IX Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto.
- Silva CI. 2009. Distribuição espaço-temporal de recursos florais utilizados por *Xylocopa* spp. e interação com plantas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais). Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 283p.
- Thompson JN. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago. 443p.
- Ulrich W, Gotelli NJ. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology* 88: 1824-1831.

- Vázquez D, Chacoff N, Cagnolo L. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology* 90: 2039-2046.
- Vázquez DP, Melián CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR, Poulin R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116: 1120-1127.
- Villanueva-Gutierrez R, Quezada-Euan J, Eltz T. 2013. Pollen diets of two sibling orchid bee species, *Euglossa*, in Yucatán, southern Mexico. *Apidologie* 44: 440-446.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams N, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Wcislo WT, Cane JH. 1996. Floral resources utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41: 257-86
- Williams NM, Tepedino VJ. 2003. Consistent mixing of near and distant resources in foraging bouts by the solitary mason bee *Osmia lignaria*. *Behavioral Ecology* 14: 141-149.

Anexo I. Espécies de plantas que floresceram próximas aos ninhos-armadilha na Reserva Toca da Paca, no período de Agosto de 2010 a julho de 2012.

Família	Espécie	Hábito	PRD	SinPol	Referências	2011					2012						
						ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	arb	po; ne	melito			■						■	■	■	■	■
	<i>Mangifera indica</i> L.	arb	po; ne	mio													■
	<i>Schinus molle</i> L.	arb	po; ne	melito			■										
Apocynaceae	<i>Nerium oleander</i> L.	arb	po; ne	melito		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Arecaceae	<i>Cocos nucifera</i> L.	arb	po; ne	melito		■				■		■					■
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	arb	po; ne	melito										■	■	■	■
	<i>Handroanthus roseo-albus</i> (Ridl.) Mattos	arb	po; ne	melito		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Cactaceae	<i>Pereskia grandifolia</i> Haw.	arb	po	melito		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Fabaceae	<i>Cajanus cajan</i> (L.) Huth	arbus	po; ne	melito		■											
	<i>Mimosa caesalpinifolia</i> Benth.	arb	po; ne	melito						■	■	■	■	■	■	■	■
Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	arb	po; ne	melito		■											
Lythraceae	<i>Punica granatum</i> L.	arbus	ne	ornito			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i> DC.	arb	po, ol	melito			■				■						
Malvaceae	<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil.) Ravenna	arb	po; ne	ornito								■					
	<i>Hibiscus rosa-sinensis</i> L.	arbus	po; ne	ornito			■										
Myrtaceae	<i>Plinia cauliflora</i> (Mart.) Kausel	arb	po	melito													■
Rosaceae	<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	arbus	po	melito		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Rubiaceae	<i>Ixora chinensis</i> Lam.	arbus	po; ne	psico		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Rutaceae	<i>Citrus latifolia</i> (Tanaka ex Yu. Tanaka) Tanaka	arb	po; ne	melito		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	<i>Citrus limonia</i> Osbeck	arb	po; ne	melito		■								■	■	■	■
	<i>Citrus maxima</i> (Burm.) Merr.	arb	po; ne	melito		■								■	■	■	■
	<i>Citrus reshni</i> Hort ex Tan.	arb	po; ne	melito		■								■	■	■	■
	<i>Murraya paniculata</i> (L.) Jack	arb	po; ne	melito			■			■	■	■	■	■	■	■	■
Zingiberaceae	<i>Hedychium coronarium</i> J. König	herb	ne	faleno							■	■	■	■	■	■	■

Conclusão geral

A melitofilia foi a síndrome de polinização mais representativa na floresta higrófila estando bem representada em toda a estratificação vertical. Os recursos pólen e néctar foram disponibilizados ao longo de todo o ano com picos de indivíduos floridos tanto na estação seca (julho), quanto na chuvosa (dezembro). Os estratos herbáceo e arbóreo foram os que apresentaram maior número de indivíduos melitófilos.

Oito espécies de abelhas nidificaram nos ninhos armadilha tendo a maioria apresentado poucos ninhos e restringido suas atividades a poucos meses. As exceções foram *Centris analis* e *Tetrapedia diversipes* que foram as mais abundantes e nidificaram a maior parte do ano. *Centris analis* e *T. diversipes* utilizaram exclusivamente ninhos de cartolina enquanto que as demais espécies preferiram os de bambu. Em duas espécies de abelhas, *C. tarsata* e *T. diversipes*, a razão sexual foi significativamente desviada para machos. A mortalidade teve um grande impacto negativo na emergência das abelhas sendo a maior parte gerada por causas desconhecidas e outra por inimigos naturais das ordens Hymenoptera e Diptera.

As abelhas intensificaram a coleta de recursos florais em poucas espécies de plantas apresentando interações fracas com a maioria das plantas. Alguns gêneros e famílias botânicas foram intensamente explorados por alguns grupos de abelhas, demonstrando a existência de uma maior afinidade e consequentemente maior importância para a manutenção da população desses grupos de abelhas. O compartilhamento de recurso floral, indicado pela sobreposição de nicho trófico foi baixo na maioria dos casos, porém sempre mais altos entre abelhas com maior proximidade filogenética. Os descritores topológicos da rede de interação, como aninhamento, modularidade e H_2' se mostraram estáveis, pois foram pouco alterados de um ano para o outro.