

**Nicho de abelhas Megachilidae (Hymenoptera, Apoidea) em floresta
ombrófila na Mata Atlântica: dinâmica temporal, relações tróficas e uso de
recursos de nidificação**

Bruno Nunes da Silva Mello

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY
RIBEIRO - UENF**

Campos dos Goytacazes – RJ

Setembro 2014

FICHA CATALOGRÁFICA

**Nicho de abelhas Megachilidae (Hymenoptera, Apoidea) em floresta
ombrófila na Mata Atlântica: dinâmica temporal, relações tróficas e uso de
recursos de nidificação**

BRUNO NUNES DA SILVA MELLO

“Dissertação apresentada ao Centro de
Biotecnologia e Biociências, da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte
das exigências para obtenção do título de
Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.”

ORIENTADORA: DR^a. MARIA CRISTINA GAGLIANONE

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

SETEMBRO 2014

Nicho de abelhas Megachilidae (Hymenoptera, Apoidea) em floresta ombrófila na Mata Atlântica: dinâmica temporal, relações tróficas e uso de recursos de nidificação

BRUNO NUNES DA SILVA MELLO

Dissertação apresentada ao Programa de Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos e Naturais.

Aprovada em 30 de setembro de 2014.

Comissão Examinadora:

Dr^a. Fernanda Helena Nogueira Ferreira (Doutora em Entomologia) – UFU

Dr^a. Magali Hoffmann (Doutora em Entomologia) – UENF

Dr^a. Ana Paula M. Di Benedetto (Doutora em Biociências e Biotecnologia) – UENF

Dr^a. Maria Cristina Gaglianone (Doutora em Entomologia) – UENF

(Orientadora)

AGRADECIMENTOS

À Dr.^a Maria Cristina Gaglianone pela orientação, pelo tempo gasto com meu crescimento profissional e pela dedicação em passar seus conhecimentos e experiências profissionais.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade pela concessão da licença de coleta na Reserva Biológica União-RJ.

À UENF, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais e ao LCA pelo apoio logístico e pela oportunidade da formação acadêmica.

À CAPES/Procad (158/07) pelo financiamento do projeto e pela missão à UFU.

A Faperj e a CAPES pela concessão da bolsa de Mestrado, em diferentes momentos.

Aos professores Dr.^a Magali Hoffmann e Dr.^a Ângela P. Vitória por fazerem parte do comitê de acompanhamento (CA), contribuindo com diversas sugestões ao longo deste trabalho.

Aos membros da banca: Dr.^a Fernanda Helena Ferreira Nogueira, Dr.^a Magali Hoffmann e Dr.^a Ana Paula Madeira Di Benediitto por aceitarem participar da minha banca de Mestrado.

À Dr.^a Ana Maria Matoso Viana Bailez pela revisão da dissertação.

Às Dr.^a Solange Cristina Augusto e doutoranda Laice Sousa Rabelo por me receberem em seu laboratório e pelo auxílio e aprendizagem na captura das imagens dos grãos de pólen e pelo conhecimento passado sobre redes de interações.

As Dr.^{as} Vânia Gonçalves Esteves e Claudia Barbieri (Museu Nacional do Rio de Janeiro/Laboratório de Palinologia) pela identificação dos grãos de pólen.

Ao Dr. Gabriel Augusto Rodrigues Melo (Universidade Federal do Paraná-UFPR) e Dra. Danuncia Urban (Universidade Federal do Paraná-UFPR) pela identificação das abelhas.

Aos técnicos Helmo Siqueira e Wanderlei Silva pelo auxílio no campo durante as coletas de campo.

Às amigas do laboratório Geovana Girondi, Marcelita Marques e Mariana Deprá pelo auxílio no campo e nas atividades do laboratório relacionadas à acetólise e confecção de lâminas de pólen.

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

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

Aos amigos da graduação pela amizade e caminhada que fizemos juntos, qualquer momento em que precisei podia contar com vocês, mesmo não estando mais todos próximos. Obrigado pelo suporte!

Aos amigos veteranos que me aceitaram no grupo e nos tornamos melhores amigos, também pela troca de conhecimento e experiências tornando essa etapa profissional mais produtiva e mais especial. Em especial, gostaria de agradecer ao meu melhor amigo Helder T. de Freitas por todo companheirismo, amizade e tudo que sempre fez por mim.

Aos amigos do laboratório que apoiaram no trabalho, trocando conhecimento e pela amizade mesmo fora do ambiente de trabalho. E aos amigos do mestrado pela amizade e suporte durante essa etapa.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Espécimes de abelhas da família Megachilidae; detalhes do comportamento de corte das folhas das plantas (Fonte: 1 - arkive.org; 2 - ItsNature.org).....6
- Figura 2 - Esquema de ninhos lineares em cavidades (adaptado de Krombein 1967. Fonte: Marques 2008).....7
- Figura 3 - Mapa da área da Reserva Biológica União, RJ.....10
- Figura 4 - Ninhos-armadilha (feixes com ninhos de bambu e placas de madeira com ninhos de cartolina) instalados em cada ponto amostral.....10
- Figura 5 - Fotos de grãos de pólen. A- pólen vista polar, B- pólen vista equatorial.....14
- Figura 6 - Pluviosidade e Temperatura médias mensais nos períodos de 2008 a 2010 na Reserva Biológica União, RJ. Dados da estação meteorológica local.....19
- Figura 7 - Espécies de Megachilidae mais abundantes em ninhos amostrados na ReBio União, RJ. A= *Megachile (Pseudocentron) nudiventris*; B= *Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides*; C= *Megachile (Ptilosarus) sp1*; D= *Megachile (Chrysosarus) sp1* e E= *Carloticola paraguayensis*. Barra= 1cm.....22
- Figura 8 - Tipos polínicos encontrados nos ninhos das cinco espécies de Megachilidae mais abundantes na ReBio União, RJ. Os tipos 1 a 54 seguem a ordem apresentada na tabela 3. Barra preta= 50µm; barra branca= 20µm.....23
- Figura 9 - Rede qualitativa de interações entre Megachilidae (M1 a M5) e plantas (1 a 54, conforme numeração na tabela 3), a partir de material de provisionamento de ninhos na ReBio União, RJ. M1= *Carloticola paraguayensis*, M2= *Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides*, M3= *Megachile (Chrysosarus) sp1* M4= *Megachile (Pseudocentron) nudiventris*, e M5= *Megachile (Ptilosarus) sp1*. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica. Tipos polínicos 48 a 54 não foram identificados.....27
- Figura 10 - Rede quantitativa de interações entre Megachilidae (M1 a M5) e plantas (1 a 54, conforme numeração na tabela 3), a partir da frequência relativa dos tipos polínicos em ninhos das abelhas na ReBio União, RJ. M1= *Carloticola paraguayensis*, M2= *Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides*, M3= *Megachile (Chrysosarus) sp1*, M4= *Megachile*

(*Pseudocentron nudiventris* e M5= *Megachile (Ptilosarus)* sp1.....29

Figura 11 - Estrutura dos ninhos de Megachilidae e *Trypoxylon* (Hymenoptera, Sphecidae, Trypoxylonini) na ReBio União, RJ. A- folhas depositadas no fundo do NA formando a primeira célula, neste caso a parede do NA não é utilizado como parede do ninho construído. B- ninho terminando próximo à abertura do NA, utilizando toda a cavidade. C- representa a utilização do fundo do NA como parede para a célula de seu ninho, essa espécie separa as células com um tampão de argila. D- espaço deixado entre a última célula e a abertura do NA. E- preenchimento da última célula com botões florais (material branco representa a cartolina do NA rasgada ao abrir por estar aderida à resina do ninho construído).....33

Figura 12 - Folhas retiradas de ninhos de *Megachile (Pseudocentron nudiventris)*. Uma folha com nervuras paralelinérvea utilizada na parede lateral do ninho, uma folha peninérvea também utilizada na lateral do ninho e disco circular utilizado nas partições e tampões dos ninhos (Barra= 1cm).....34

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Abundância de ninhos de Megachilidae construídos em NA na Reserva Biológica União, RJ, no período estudado. As cinco espécies mais abundantes estão indicadas em negrito. *espécies cleptoparasitas.....20
- Tabela 2 - Índices de sobreposição de nicho temporal e respectivos valores de significância (p), calculados pelas abundâncias relativas dos ninhos de Megachilidae durante todo o período de estudos, em estações e em períodos de um ano na Reserva Biológica União, RJ. Valor com asterisco é considerado moderado, todos os demais são baixos. Índices com $p > 0,05$ associado não diferem estatisticamente do esperado ao acaso.....21
- Tabela 3 - Porcentagem de grãos de pólen na massa de provisionamento e fezes de ninhos de Megachilidae na Reserva Biológica União, RJ.....24
- Tabela 4 - Métricas da rede de interação das espécies de Megachilidae e plantas ocorrentes na ReBio União, RJ: Robustez à eliminação aleatória das abelhas e Aninhamento NODF (Nestedness Metric Based on Overlap and Decreasing Fill).....28
- Tabela 5 - Índices de amplitude (Shannon) e Dominância de nicho trófico de espécies selecionadas de Megachilidae na ReBio União, RJ.....30
- Tabela 6 - Índices de sobreposição de nicho trófico (Pianka e Czechanowski) e seus respectivos valores de significância (p), baseados nas abundâncias relativas dos tipos polínicos em ninhos de Megachilidae na ReBio União, RJ. Foram considerados diferentes períodos de tempo: todo período amostral (total), uma estação chuvosa em anos distintos e duas estações subsequentes no período de um ano.....30
- Tabela 7 - Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de Megachilidae com ocorrência na ReBio União, RJ, baseado em material de provisionamento das células de cria (A-E= espécies de abelhas correspondentes).....31
- Tabela 8 - Índice de sobreposição intraespecífica de nicho trófico (Pianka e Czechanowski) e respectivos valores de significância (p), considerando os tipos polínicos em ninhos de Megachilidae na ReBio União, RJ.....31
- Tabela 9 - Diâmetro do ninho-armadilha (NA), comprimento do ninho construído, variação no número e amplitude do comprimento das células

(média \pm desvio padrão) de Megachilidae na Reserva Biológica União, RJ
Medidas apresentadas em mm.....34

Tabela 10 - Materiais utilizados na construção de ninhos de Megachilidae pertencentes a tribo Anthidiini e aos subgêneros de *Megachile* encontrados na ReBio União. Os números representam porcentagem de ninhos estudados que possuíam o respectivo material; X representa presença do material, sem a indicação de frequência pelo autor. Ag= argila, Ar= areia, Pe= pétalas, Fo= folhas, Re= Resina, Lm= lascas de madeira; Pp= pedaços de papéis retirados de outros NA, Tr= tricomas, Pd= pedrinhas e T= total de ninhos amostrados.....42

RESUMO

O nicho ecológico pode estar relacionado a diferentes dimensões e a abordagem do tempo como uma dimensão do nicho ainda é pouco considerada nos estudos, enquanto que a dimensão do recurso alimentar é a mais estudada. Para as abelhas, esta dimensão diz respeito diretamente às interações com as plantas, de onde retiram seus recursos alimentares. Dentro desse contexto o objetivo do estudo foi analisar o nicho ecológico de espécies de Megachilidae, nas dimensões temporal e trófica e no uso de materiais em seus ninhos, avaliando a amplitude e sobreposição dos nichos em áreas de floresta ombrófila na Mata Atlântica. O estudo foi desenvolvido na Reserva Biológica União em dois períodos (mar/2008-out/2010 e out/2012-out/2013) a partir da utilização de ninhos-armadilha. Na análise da dimensão temporal foi calculado o índice de sobreposição de Pianka em diferentes períodos de tempo. Além disso, a abundância mensal de ninhos foi correlacionada aos valores de temperatura e pluviosidade média. Para o estudo do nicho alimentar, amostras de pólen foram retiradas de ninhos, submetidas à acetólise e analisadas sob microscopia óptica. Foram geradas redes de interação qualitativas e quantitativas e calculadas a robustez e o aninhamento. A amplitude e a sobreposição (intraespecífica e interespecífica) do nicho foram também calculadas para as cinco espécies de abelhas mais abundantes. O nicho de nidificação foi avaliado através das dimensões dos ninhos construídos e dos materiais utilizados, comparando-se as cinco espécies e com outras espécies descritas na literatura. Dezenove espécies de Megachilidae foram amostradas e a maior abundância ocorreu no período chuvoso. A abundância de ninhos foi positivamente correlacionada com as médias mensais de temperatura e com a pluviosidade mensal. Os índices de sobreposição temporal foram considerados baixos com exceção do período chuvoso de 2009/2010. As cinco espécies de abelhas utilizaram 54 tipos polínicos pertencentes a 18 famílias de plantas. As famílias com maior diversidade de tipos polínicos utilizados foram Fabaceae, Asteraceae e Bignoniaceae e as com maior abundância relativa nas amostras foram Fabaceae, Asteraceae, Anacardiaceae e Euphorbiaceae. A rede qualitativa apresentou um total de 90 ligações, sendo *M. (Chrysosarus) pseudanthidioides* a espécie com o maior número de ligações. A rede quantitativa confirmou a importância de alguns tipos polínicos e demonstrou a importância individual para cada espécie de abelha. *Megachile (Chrysosarus) sp1* foi a espécie com maior amplitude de nicho trófico e *Megachile (Ptilosarus) sp1* a que apresentou menor valor. A sobreposição trófica foi alta no período total e no período chuvoso de 2012/13; moderada no chuvoso de 2009/10. Nos anos de 2008/09 a sobreposição foi baixa e de moderada a alta nos anos de 2009/10. O índice de sobreposição trófica par a par entre as espécies na maioria das comparações foi maior do que 60%. Intraespecificamente todas as espécies apresentaram seus índices

de sobreposição alimentar considerados de baixo a médio. *Megachile (Ptilosarus)* sp1 foi a única com os maiores valores de sobreposição trófica em todas as análises, podendo ser considerada uma espécie especialista e possivelmente oligolética. Espécies da tribo Megachilini utilizaram principalmente folhas ou pétalas enquanto que Anthidiini utilizaram resina. *Carlaticola paraguayensis* utilizou botões para preencher a célula vestibular e este comportamento ainda não havia sido citado na literatura. Os dados apontam para a alta diversidade do grupo relativa à amplitude de nicho e evidenciam interações temporais e de uso de recursos que permitem a coexistência destas espécies no fragmento de Mata Atlântica estudado.

ABSTRACT

The ecological niche may be related to different dimensions and time approach as a dimension of the niche is still not much considered in studies, while the dimension of the food resource is the most studied. For bees, this dimension relates directly to interactions with plants, from which collect their food resources. Within this context, the objective of the study was to analyze the ecological niche of species of Megachilidae, in the temporal and trophic dimensions and use of materials in their nests, evaluating the breadth and overlap of niches in areas of rain forest in the Atlantic Forest. The study was developed in the Reserva Biológica União in two periods (Mar/2008- Oct/2010 and Oct/2012- Oct/2013) from the use of trap nests. In the temporal dimension analysis was calculated Piankas overlap index at different time periods. In addition, the monthly abundance of nests was correlated to average temperature and rainfall. To study the niche food, pollen samples were obtained from nests, acetolizadas and analyzed by optical microscopy. Were generated qualitative and quantitative interaction networks and calculated the robustness and nestedness. The breadth and the overlap (intraspecific and interspecific) of the niche were also calculated for the five most abundant species of bees. The nesting niche was evaluated by the dimensions of the nests built and materials used, comparing the five species and other species described in the literature. Nineteen species of Megachilidae were sampled and the highest abundance occurred in the rainy season. The nest abundance was positively correlated with monthly average temperatures and the monthly rainfall. The temporal overlap indices were low except for the rainy season 2009/2010. The five species of bee used 54 pollen types belonging to 18 families of plants. The families with the greatest diversity of pollen types used were Fabaceae, Asteraceae and Bignoniaceae and with higher relative abundance in the samples were Fabaceae, Asteraceae, Anacardiaceae and Euphorbiaceae. Qualitative network presented a total of 90 connections, and *M. (Chrysosarus) pseudanthidioides* the species with the greatest number of connections. Quantitative network confirmed the importance of some pollen types and demonstrated the importance for each individual species of bee. *Megachile (Chrysosarus) sp1* was the species with greater breadth of trophic niches and *Megachile (Ptilosarus) sp1* presented the lowest value. The trophic overlap was high in the entire period and the rainy season 2012/13; moderate in rainy 2009/10. In the years 2008/09 to overlap was low and moderate to high in the years 2009/10. The trophic overlap index between pair of the species in the most of comparisons was greater than 60%. Intraespecific, all species showed yours rates diet overlap considered low to medium. *Megachile (Ptilosarus) sp1* was the one with the highest trophic overlap values in all analyzes, can be considered a specialist and possibly oligoletic specie. Species of Megachilini tribe used mainly leaves or petals while Anthidiini used resin. *Carlaticola*

paraguayensis used flower buttons to fill the vestibular cell and this behavior had not yet been reported in the literature. The data point to the high diversity of the group relative to niche breadth and show temporal interactions and use of resources that allow the coexistence of these species in the Atlantic Forest fragment studied.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS	viii
RESUMO.....	x
SUMÁRIO.....	xii
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 Nicho ecológico	1
1.2 As abelhas Megachilidae	6
2. OBJETIVO	8
2.1 Geral	8
2.2 Específicos	8
3. METODOLOGIA	9
3.1 Área de estudo	9
3.2 Procedimento de amostragem	9
3.3 Coleta de dados.....	11
3.4 Análise temporal	11
3.5 Análise do Nicho trófico	13
3.5.1 Obtenção das amostras de material polínico	13
3.5.2 Análise polínica.....	13
3.5.3 Análise de dados tróficos: redes de interação e amplitude/sobreposição de nicho trófico.....	14
3.6 Uso do material de construção dos ninhos	16
4. RESULTADOS	17
4.1 Análise temporal	17
4.2 Interações com flores e nicho trófico	21
4.3 Análise dos materiais de construção de ninhos	32
5. DISCUSSÃO.....	35
5.1 Análise temporal	35
5.2 Nicho trófico.....	36

5.3	Uso de materiais de construção de ninhos	42
6.	CONCLUSÃO	46
7.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

INTRODUÇÃO

1.1 Nicho ecológico

O conceito de nicho ecológico refere-se às necessidades de cada espécie por recursos bióticos e abióticos em um ecossistema (Begon *et al.* 2007). O nicho pode estar relacionado a diferentes dimensões, como ao espaço ou locais preferenciais de ocorrência (por exemplo, estratificação vertical em árvores - Grimbacher & Stork 2007); ao tempo (período diurno ou noturno de atividade dos animais Arrington & Winemiller 2003); ao alimento (como na sobreposição de nicho trófico - Santos *et al.* 2013). Estas, então, caracterizam os recursos que cada espécie utiliza (Cooper 1992), e as interações competitivas entre as espécies que o exploram (Putman 1994).

Estudos podem considerar apenas uma dimensão do nicho, como por exemplo na análise do compartilhamento de recursos alimentares por diferentes grupos de espécies (Aguiar & Santos 2007). Também podem relatar várias dimensões, como observado por Hutchinson (1959) que avaliou o tamanho corporal de espécies de *Corixa* (Hemiptera, Corixidae) influenciando na diferenciação de seus nichos, juntamente com a ocorrência em águas mais ou menos profundas.

De acordo com Putman (1994) a posição de um organismo dentro de uma comunidade pode ser definida pelo padrão de utilização de recursos e pela interação com diferentes organismos pelos mesmos recursos, o que segundo aquele autor define o conceito de nicho ecológico. Neste sentido, a diversidade de recursos pode ser determinante na amplitude do nicho e, por conseguinte, na sobreposição de nichos entre espécies de uma guilda (Pianka 1983; Campbell 1996; Vitt 2000).

A partir do nicho fundamental, que indica os potenciais totais de utilização de recursos pelas espécies, o nicho efetivo representa uma parte deste nicho, resultante das interações com outras espécies (Begon *et al.* 2007). Algumas variáveis ambientais afetam diretamente o nicho fundamental das espécies e, como consequência, suas distribuições geográficas. Por exemplo, alguns grupos de abelhas, como as espécies sociais, possuem o nicho afetado primariamente

pela umidade, temperatura e altitude (Ferreira *et al.* 2010; Pellisier *et al.* 2010). Outras espécies por sua vez podem ter seus nichos afetados pela disponibilidade de substrato para a construção de ninhos ou pelos recursos polínicos disponíveis (Roubik 1992; Michener 2000; Cane *et al.* 2006). Outras variáveis, como a utilização dos mesmos recursos alimentares, também afetam a distribuição das espécies, podendo reduzir seus nichos a uma parcela menor, ou seja, ao seu nicho efetivo.

A coexistência de espécies pode ser gerada pela diferenciação em alguma dimensão do nicho, como a temperatura, altitude, umidade, solo ou recursos alimentares. Este processo ocorrerá somente se a competição intraespecífica for mais forte do que a competição interespecífica (Hutchinson 1957; Chesson 2000). Isto porque se a competição pelo mesmo recurso for maior, a exclusão de uma das espécies simpátricas pode ser uma resultante. A coexistência pode também ser uma resultante se houver separação dos nichos, permitindo melhor utilização dos recursos disponíveis pelas espécies envolvidas (Begon *et al.* 2007; Northfield *et al.* 2010).

A separação de nichos ecológicos foi demonstrada em um trabalho com espécies do gênero *Bombus* (Hymenoptera, Apidae), onde Pyke (1982) identificou a formação de quatro grupos de abelhas relacionados ao tamanho da probóscide. Estes, por sua vez, apresentaram relação ao comprimento da corola das plantas visitadas em diferentes localidades no Colorado, EUA. Esta variação pode estar relacionada com o uso diferencial dos recursos ou as diferenças morfológicas através do deslocamento de carácter. Esta explicação também foi utilizada por Vickruck & Richards (2012) para explicar a coexistência de espécies de *Ceratina* que separam seus nichos de acordo com preferências por locais de nidificação.

Diferenças ecológicas no espaço, tempo ou complementariedade dos recursos tróficos podem facilitar a coexistência de espécies que utilizam o mesmo recurso (Pianka 1975). As abelhas podem compartilhar um recurso, coexistindo em uma área, por exemplo utilizando diferentes proporções desse mesmo recurso (Pianka 1974; Silva *et al.* 2010).

A abordagem do tempo como uma dimensão do nicho é pouco considerada nos estudos, podendo ter sua importância subestimada (Schoener

1974b; Kronfeld-Schor & Dayan 2003). A utilização dos mesmos recursos em momentos diferenciados pode, por exemplo, resultar na diminuição da competição. A alternância nos períodos de atividade das abelhas adultas pode ser consequência das diferenças na dinâmica do uso dos recursos o que leva à diminuição na competição por alimento, quando considerados períodos maiores de tempo como estações ou anos (Hölldobler & Wilson 1990; Loreau 1992). Em uma comunidade, espécies que separam temporalmente seus períodos de atividade de forrageamento podem, por exemplo, aproveitar melhor o espaço e os recursos, uma vez que estes se tornam mais exclusivos, facilitando a convivência e aumentando a riqueza local (Loreau 1992).

Estudos comparativos entre conjuntos de espécies simpátricas fornecem informações importantes. Porém, o conhecimento a respeito da sobreposição de nicho fica limitado a pequena parte da comunidade, principalmente quando se trata de comunidades mais complexas, como em florestas. A análise conjunta das espécies de uma guilda é uma abordagem importante, uma vez que potencialmente as espécies da guilda podem interagir entre si e competir pelos mesmos recursos (Gotelli & Graves 1996). Essa abordagem tem sido utilizada para tratar a sobreposição temporal na atividade de forrageamento entre espécies de abelhas (Fleming & Patridge 1984; Tokeshi 1986; Loreau 1992; Castro-Arellano *et al.* 2010).

O tempo é diferente de outras dimensões do nicho porque é considerado contínuo (as horas são sequenciais em um dia ou os meses em um ano) e para essas sequências temporais é necessário um modelo de análise específico. O nicho alimentar trata de recurso categórico (tipo polínico utilizado por diferentes espécies de abelhas, por exemplo) e não segue uma sequência (Winemiller & Pianka 1990; Castro-Arellano *et al.* 2010).

O alimento é provavelmente a dimensão do nicho mais estudada, pela relevância fundamental na coocorrência das espécies. Sendo assim, a maioria dos estudos de competição entre abelhas é baseada na disponibilidade de itens alimentares utilizados por esses animais (Schoener 1974a; Giller 1984; Johnson 1986; Pianka 1994; Graham & Jones 1996; Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000; Dupont *et al.* 2004).

No caso dos insetos antófilos, e particularmente das abelhas, o recurso alimentar tem fonte nas flores. Nesta relação polinizador-planta ocorre a transferência de grãos de pólen das anteras para o estigma de uma mesma flor ou de flores diferentes. Neste caso, as plantas são beneficiadas pelo sucesso reprodutivo e fluxo gênico e as abelhas beneficiadas com a alimentação, sendo os atributos florais (odor, cor, disponibilidade de néctar, formato da flor e outros recursos) estruturas evolutivamente relacionadas aos polinizadores (Faegri & Van der Pijl 1979; Roubik 1992; Endress 1994). Sendo assim, o estudo da identidade de cada espécie envolvida na polinização pode contribuir para a compreensão da dinâmica das comunidades em ecossistemas terrestres (Biesmeijer *et al.* 2005; Ebeling *et al.* 2008).

A dependência dos visitantes por recursos florais é importante na manutenção de ambientes tropicais, uma vez que estes apresentam alta diversidade de angiospermas com grande variedade de tipos de flores e diversidade de visitantes associados (Endress 1994), sendo as abelhas os visitantes mais frequentes (Roubik 1992; Michener 2000; Buchmann & Ascher 2005). Existem espécies de abelhas generalistas que coletam grande diversidade de recursos florais, podendo atuar na polinização de muitas espécies vegetais. Por outro lado as abelhas oligoléticas, que usam poucas espécies vegetais relacionadas como fontes de pólen, são importantes na polinização de plantas específicas com as quais podem apresentar estreita relação (Roubik 1989; Memmott *et al.* 2007).

O estudo do nicho alimentar e das fontes de recursos esbarra na dificuldade de obtenção de informações *in situ*. Muitos trabalhos relacionados com a determinação das fontes de recursos para abelhas foram realizados com abelhas sociais (Ortiz 1994; Moreti *et al.* 2000; Carvalho *et al.* 2001; Alves *et al.* 2006), e poucos foram desenvolvidos sobre abelhas solitárias (Bosch *et al.* 2009; Cortopassi-Laurino *et al.* 2009; Dórea *et al.* 2009). Portanto, na dificuldade de se obter informação através de observações diretas, os grãos de pólen retirados de ninhos de abelhas podem servir como marcadores naturais, que podem ser usados em estudos para identificar os recursos utilizados pelos polinizadores, além de esclarecer os próprios mecanismos da polinização (Jones & Jones 2001).

O grão de pólen protege o gameta masculino no processo de transporte entre as flores. Ele apresenta uma camada estratificada e ornamentada (exina), com aberturas variadas quanto à morfologia, número e posição. Estas características da exina são diferentes para espécies ou grupos de espécies vegetais, o que facilita a identificação taxonômica das plantas visitadas pelas abelhas (Erdtman 1952, 1960; Barth 1989).

O nicho pode ser alterado a partir da redução da área total de um habitat natural e da fragmentação. Mudanças nas condições ambientais podem ter como consequência a redução dos recursos e o aumento na sobreposição de nichos das populações de polinizadores (Emlen 1966; Heithaus 1979a). Essa crescente alteração de áreas naturais por atividades antrópicas é preocupante pelos possíveis efeitos sobre populações de polinizadores e, particularmente de abelhas (Michener 2000).

Mudanças antrópicas como o uso não sustentável da terra, a introdução de espécies exóticas e as alterações climáticas também afetam as características do nicho das abelhas. Esta última, por exemplo, está entre os principais problemas da atualidade, pois a elevação da temperatura pode perturbar e alterar a relação sazonal do florescimento com as atividades de polinizadores específicos (Kearns *et al.* 1998; Aldridge *et al.* 2011). Zurbuchen *et al.* (2010) apresentaram um levantamento das distâncias máximas de forrageamento de algumas abelhas, exemplificando a importância da preservação das áreas naturais para a manutenção das espécies. Isto porque as abelhas podem estar sofrendo declínios de suas populações resultado de uma competição mais intensa, pois as áreas fragmentadas estariam mais distantes entre si do que a distância máxima de voo dessas abelhas (Klein *et al.* 2004; Murray *et al.* 2009).

Áreas que apresentam diferentes estágios de regeneração de floresta proporcionam composição florística e abundância das espécies vegetais distintas, influenciando na disponibilidade de recursos para as abelhas (Morato 2004). Portanto, essas áreas podem ser consideradas importantes para estudos do nicho trófico de abelhas e também uma interessante situação experimental para o entendimento das variações nos seus nichos tróficos (Milesi & Casenave 2005). Além disto, a diferenciação na disponibilidade dos recursos alimentares pode

influenciar também na escolha do local de construção dos ninhos (Cane *et al.* 2006).

1.2 As abelhas Megachilidae

A família Megachilidae, também conhecida como abelhas cortadoras de folhas (fig.1), apresenta distribuição cosmopolita; no continente Americano distribui-se desde o Alaska até o sul do Chile e Argentina (Raw 2004). Megachilidae contem mais de 4000 espécies descritas em 76 gêneros (Michener 2000; Ascher & Pickering 2014). Essa diversidade deve-se provavelmente ao fato destas abelhas ocuparem um nicho não explorado por outros grupos no uso de materiais diferentes na construção do ninho (Litman *et al.* 2011). Diferentemente de qualquer outro grupo de abelhas, elas utilizam fragmentos de folhas ou pétalas na construção de seus ninhos e por isso dependem também das plantas para estes recursos, além das fontes alimentares (Raw 2004). Essas abelhas podem nidificar em uma variedade de locais como solo ou em cavidades preexistentes. Este último comportamento permite a utilização de ninhos-armadilha como metodologia de amostragem, já que ninhos naturais são difíceis de serem encontrados (Roubik 1989). Também é possível obter informações mais precisas sobre sua biologia de nidificação, os materiais de construção utilizados nos ninhos e a sua arquitetura (Assis & Camillo 1997; Garófalo 2000).



Figura 1: Espécimes de abelhas da família Megachilidae; detalhes do comportamento de corte das folhas das plantas (Fonte: 1 - arkive.org; 2 - ItsNature.org).

A caracterização da arquitetura dos ninhos pode ser feita através das dimensões e formas dos elementos que constituem os ninhos (células de cria,

opérculo, tampão de fechamento e, às vezes, células intercalares e/ou vestibulares). As células de cria são identificadas pela presença de imaturo, restos de casulo, exúvia ou material de aprovisionamento; as células vestibulares são consideradas as últimas células vazias antes do fechamento do ninho; e as células intercalares são as células vazias entre duas células de cria (segundo definições de Krombein 1967) (fig. 2).

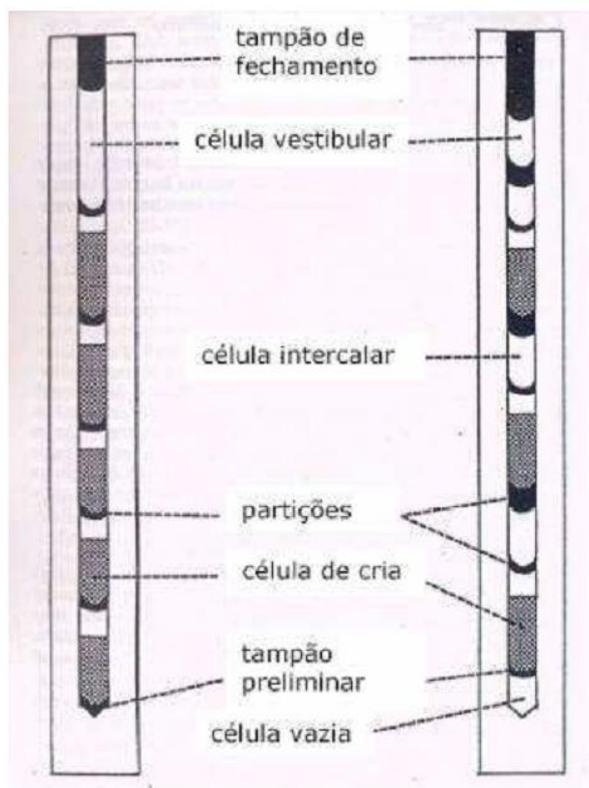


Figura 2: Esquema de ninhos lineares em cavidades (adaptado de Krombein 1967. Fonte: Marques 2008).

As espécies de Megachilidae são importantes polinizadores e têm sido manejadas para a polinização dirigida em culturas, principalmente na América do Norte. *Megachile (Eutricharaea) rotundata* (Fabricius 1793), é um exemplo de espécie muito estudada e utilizada no manejo para polinização de alfafa (Mader *et al.* 2010; Pitts-Singer & Cane 2011). No Brasil, estudos sobre o manejo das abelhas nativas para a polinização são escassos (Blochtein & Marques 2003) e informações sobre padrões de arquitetura, comportamentos e preferências florais destas espécies ainda são necessários.

Dentro da família Megachilidae foram descritas interações com espécies

vegetais de Asteraceae, Fabaceae, Lamiaceae e Scrophulariaceae (Michener 2000; Pinheiro-Machado *et al.* 2002; Schlindwein 2004; Buschini *et al.* 2009). Essas plantas são representativas e importantes na manutenção de áreas da Mata Atlântica, inclusive no estado do Rio de Janeiro (Gibbs & Leitão Filho 1978; Leitão Filho 1982; Rodrigues 2004). Megachilidae inclui muitos polinizadores de ambientes naturais, urbanos e agrícolas, e podem ser as abelhas nativas mais comuns em alguns ecossistemas (Laroca 1995; Moreti *et al.* 2006).

Na Reserva Biológica União (ReBio União), 19 espécies de Megachilidae ocorrem em simpatria (Mello 2012). Esta constatação gerou as seguintes perguntas: Estas espécies se sobrepõem temporalmente nesta área? Quais são os recursos polínicos usados pelas espécies de Megachilidae? Existe sobreposição de nichos entre essas populações?

OBJETIVO

2.1 Geral

- Analisar o nicho ecológico de espécies de abelhas Megachilidae nas dimensões temporal e trófica, avaliando sua amplitude e sobreposição em áreas de floresta ombrófila na Mata Atlântica.

2.2 Específicos

- Identificar e comparar o nicho temporal de espécies simpátricas de Megachilidae através do período de atividade de nidificação dos adultos, e avaliar a possível correlação com temperatura e umidade.
- Identificar os recursos alimentares utilizados pelas espécies mais abundantes de Megachilidae na área e analisar as interações abelhas-plantas através de redes ecológicas;
- Comparar os nichos tróficos dessas espécies e investigar a existência de sobreposição intra e/ou interespecífica;
- Descrever os ninhos das espécies mais abundantes e comparar com a arquitetura de ninhos de outros Anthidiini e Megachilini (Megachilidae) descritos na literatura.

METODOLOGIA

3.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Reserva Biológica União (ReBio), RJ (fig. 3), que abrange área total de 3126 ha, com vegetação classificada como floresta ombrófila densa submontana e floresta em regeneração em meio a plantios de eucalipto abandonados há pelo menos 30 anos (MMA/ICMBio 2008). Alguns destes plantios não apresentam sub-bosque, enquanto em outros ocorre regeneração natural de espécies nativas de Mata Atlântica, em diferentes estágios de desenvolvimento com ocorrência de doze famílias de plantas em regeneração na área (Souza 2012).

O clima é predominantemente tropical úmido, com temperatura média anual de 24°C e precipitação em torno de 2200 mm/ano (IBAMA 2007).

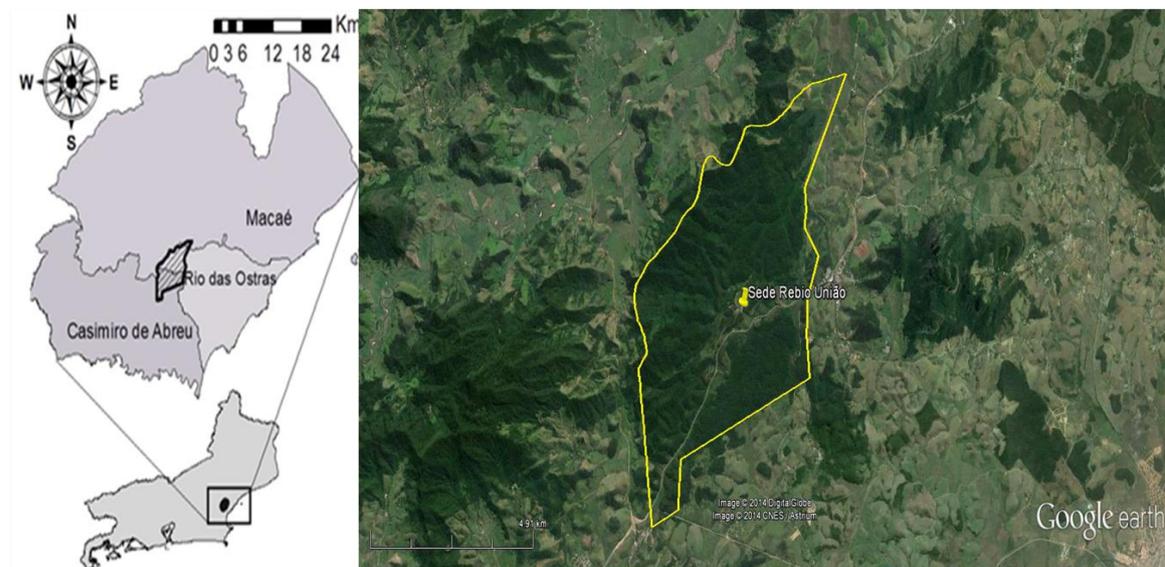


Figura 3: Mapa e detalhamento da área da Reserva Biológica União, RJ. Fonte: ICMBio

3.2 Procedimento de amostragem

Os dados referentes a análise temporal da atividade das abelhas, recursos alimentares utilizados e estrutura de ninhos foram obtidos a partir de ninhos-armadilha (NA) instalados em áreas de floresta madura e de floresta em regeneração em eucaliptal abandonado. Os NA consistem de tubos de cartolina

preta inseridos em placas de madeira perfuradas e gomos de bambu dispostos em feixes em garrafas plásticas cortadas, instalados a 1,5m de altura do solo, e presos a galhos ou estacas (fig. 4). Foram disponibilizados ninhos com diâmetros de 6 a 20mm e comprimentos variados.



Figura 4: Ninhos-armadilha (feixes com ninhos de bambu e placas de madeira com ninhos de cartolina) instalados em cada ponto amostral.

Foram oferecidos mensalmente 1440 NA em pontos amostrais instalados em floresta ombrófila submontana ($n=720$) e floresta em recuperação em meio a plantios de eucalipto abandonado ($n=720$). Os NA eram inspecionados e ninhos operculados eram coletados e substituídos por ninhos-armadilha vazios de mesmas dimensões, mantendo a disponibilidade de cavidades constante ao longo do ano (1440 cavidades). Os ninhos operculados eram levados ao laboratório para acompanhamento dos emergentes e para estudo do conteúdo das células e da arquitetura dos ninhos. No laboratório, uma mangueira transparente de cerca de 10cm de extensão era inserida na extremidade aberta dos NA de bambu, sendo fechada com algodão para o acompanhamento diário da emergência dos indivíduos. Os ninhos de cartolina eram inseridos totalmente em pedaço de mangueira fechada com tampões de algodão nas duas extremidades, com a mesma finalidade. Os insetos emergentes foram montados em alfinetes entomológicos, etiquetados, identificados e depositados na Coleção de Zoologia no Laboratório de Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro.

As espécies foram identificadas com auxílio de chaves taxonômicas e consulta a especialistas (Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo e Dra. Danuncia Urban, Universidade Federal do Paraná).

Os dados de temperatura e pluviosidade médias mensais foram obtidos na Estação Evapotranspirométrica da ReBio União de março/2008 a outubro/2010, período para o qual os dados estavam disponíveis. As espécies mais abundantes em ninhos foram utilizadas na análise de nicho trófico.

3.3 Coleta de dados

A coleta de ninhos no campo foi realizada entre março/2008 e outubro/2010, e entre outubro/2012 e outubro/2013.

No primeiro período foram utilizados 12 pontos amostrais, sendo seis em áreas de floresta madura e seis em área de floresta em regeneração em meio a plantio de eucalipto. A descrição geral da guilda de abelhas e vespas em NA amostrada neste período foi feita por Deprá (2009), enquanto que a composição e diversidade de espécies de Megachilidae foram apresentadas por Mello (2012). Estes ninhos foram utilizados neste estudo para a análise do nicho temporal e para análises polínicas, ambas não realizadas nos estudos anteriores. Os ninhos foram vistoriados uma vez ao mês.

Na amostragem realizada em 2012-2013 foram utilizados quatro pontos amostrais localizados nas seguintes áreas em diferentes estágios de regeneração: inicial (um ponto, onde havia presença de árvores de eucalipto), intermediário (dois pontos, sendo um deles com eucaliptos jovens no subbosque) e avançado (um ponto, sendo eucalipto ausente). Apesar do menor número de pontos amostrais quando comparado ao período anterior de amostragem, o número de feixes e placas de madeira se manteve e, portanto, o número de ninhos disponíveis foi o mesmo nos dois períodos. Os ninhos foram vistoriados mensalmente no período seco e quinzenalmente no período chuvoso.

3.4 Análise temporal

A abundância mensal de ninhos de todas as espécies de abelhas no período de 2008 a 2010 foi correlacionada aos valores de temperatura e pluviosidade média através da análise da correlação de Spearman (Zar 1999).

Para a análise de sobreposição do nicho temporal foram construídas matrizes quantitativas contendo as espécies de abelhas (em linhas) e os meses

de amostragem de ninhos operculados (em colunas). Foram construídas sete matrizes a fim de comparar diferentes escalas de tempo: 1) todas as espécies considerando todo período amostral, 2) todas as espécies com exceção das raras (dominância menor do que 2,5% e frequência de ocorrência menor do que 25%, conforme Mello 2012) considerando todo período amostral, 3) espécies com atividade na estação seca (abril – setembro) dos anos de 2009/2010, 4) espécies com atividade na estação chuvosa (outubro – março) de 2009/2010, 5) espécies com atividade na estação chuvosa (outubro – março) de 2012/2013, 6) espécies com atividade na estação seca de 2008 e chuvosa de 2009, e por fim, 7) espécies com atividade na estação seca de 2009 e na chuvosa de 2010. Não foram consideradas as estações seca de 2012, quando não houve amostragem, e seca de 2013, quando não houve fundação de ninhos de Megachilidae.

Através de uma matriz contendo a frequência relativa de ninhos operculados de cada espécie em cada mês foi calculado o índice de sobreposição de Pianka ($O_{ik} = \sum p_{ij} p_{ik} / \sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}$, p_{ij} = é a proporção da interação entre o tipo i e a espécie j ; e p_{ik} = é a proporção da interação entre o tipo i e a espécie k) utilizando um modelo nulo do algoritmo Rosario (Castro-Arellano *et al.* 2010). Neste algoritmo é testado se os valores encontrados a partir da matriz original são maiores ou menores do que os esperados pelo acaso, que são repetidos 10.000 vezes permitindo determinar a significância dessa diferença. O índice foi selecionado por ser amplamente utilizado em análises de sobreposição de nicho. Nesses índices os valores gerados no cálculo variam entre 0 (nenhuma sobreposição) e 1 (máxima sobreposição no nicho das espécies). Para valores acima de 0,6 a sobreposição é considerada alta, enquanto entre 0,3 e 0,6 sobreposição é moderada, e abaixo de 0,3 a sobreposição é baixa (Santos *et al.* 2013). Na simulação desse algoritmo o programa preserva a estrutura temporal da atividade da espécie e varia sua localização no tempo. Este modelo foi utilizado por apresentar a vantagem de preservar as variáveis contínuas do tempo, removendo autocorrelações temporais (Presley *et al.* 2009). Essas análises foram realizadas pelo programa TimeOverlap (Castro-Arellano *et al.* 2010).

1.5 Análise do Nicho trófico

3.5.1 Obtenção das amostras de material polínico

Amostras de material polínico da massa de aprovisionamento dos ninhos construídos no período 2012-2013 foram retiradas em períodos em que as fêmeas não estavam nos ninhos. Neste caso, a atividade nos ninhos em aprovisionamento foi acompanhada, e durante a saída da fêmea um palito longo descartável foi introduzido no ninho, retirando-se amostra do material já depositado na célula. Este material foi acondicionadas em frascos eppendorf com Álcool 70%. Além disso, ninhos recém-fechados eram levados para o laboratório e abertos para a retirada do conteúdo total da massa de aprovisionamento ou fezes de algumas células e, após a emergência dos indivíduos, para identificação da espécie quando esta não era possível no campo.

Amostras de material polínico dos ninhos construídos no período de 2008-2010 foram coletadas após a emergência da prole no laboratório (conforme sugerido por Faria, 2014), e consistiram principalmente de material fecal. A coleta de material foi feita após abertura longitudinal do ninho, e na maioria dos casos, não foi possível identificar o conteúdo individual das células. As amostras foram então consideradas mistas para cada ninho, podendo conter material de aprovisionamento de mais de uma célula do mesmo ninho. As amostras coletadas foram acondicionadas em frascos eppendorf com Álcool 70% e etiquetadas com todos os dados pertinentes (número do ninho, localização do ponto amostral, data de coleta da amostra ou data de coleta do ninho e número da célula, quando possível).

3.5.2 Análise polínica

No laboratório, o material polínico foi submetido à acetólise (Erdtman 1960) e foram confeccionadas três lâminas para cada amostra (Dafni 1992). As lâminas foram analisadas sob microscopia óptica, identificando-se o morfotipo de 400 grãos de pólen em cada lâmina (fig. 5) após comparação com laminário polínico de referência feito a partir de amostras das plantas obtidas em um raio de 500 m

ao redor de cada ponto amostral durante os períodos de estudos (segundo metodologia proposta por Buschini *et al.* 2009).

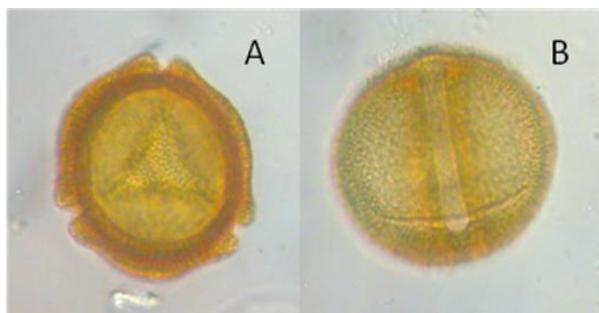


Figura 5: Grãos de pólen exemplificando a posição em vista polar (A) e em vista equatorial (B).

3.5.3 Redes de interação e amplitude/sobreposição de nicho trófico

Redes qualitativas e quantitativas de interação plantas-abelhas foram construídas para demonstrar as relações entre as espécies de abelhas Megachilidae mais abundantes e as plantas fontes de recursos alimentares na Reserva Biológica União. A rede qualitativa foi construída a partir de uma matriz de adjacência com dados de presença (1) e ausência (0) dos morfotipos polínicos de plantas nos ninhos de cinco espécies de Megachilidae. A rede quantitativa foi construída a partir de uma matriz de frequência relativa dos tipos polínicos nos ninhos das espécies de abelhas. As redes foram geradas utilizando o programa estatístico R (quantitativa) e Pajek (qualitativa - Program for Large Network Analysis – Batagelj & Mrvar 1998).

As redes apresentam propriedades que podem ser mensuradas através do cálculo de métricas (Bascompte *et al.* 2003). No presente estudo, a robustez e o aninhamento foram calculados para auxiliar na compreensão do nicho das espécies por poder demonstrar fragilidade nas interações da guilda.

A robustez avalia a fragilidade da interação através da possibilidade de extinção de espécies a partir da extinção de uma primeira espécie. Nesta análise, a ordem de exclusão das espécies de abelhas seguiu um critério aleatório. Foi gerado o valor de robustez a partir de uma matriz com a frequência relativa de tipos polínicos utilizados pelas diferentes espécies de abelhas. Para verificar a

significância do valor de robustez obtido, comparou-se o valor gerado com os valores obtidos em 1000 simulações (modelos nulos) por meio de um teste t para uma amostra, uma vez que para o valor de robustez da matriz original não se tem repetição.

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

Foram utilizadas análises de amplitude e sobreposição para analisar o nicho das espécies de abelhas e suas relações com as plantas e por serem análises amplamente utilizadas em estudos para a compreensão da dinâmica da polinização (Aguiar 2003; Aguiar & Santos 2007; Nogueira-Ferreira & Augusto 2007; Vieira *et al.* 2008; Rech & Absy 2011; Aguiar *et al.* 2013 e Santos *et al.* 2013).

Índices de amplitude do nicho trófico e de dominância foram obtidos a partir da frequência relativa dos tipos polínicos nas amostras a cada mês ou estação. A amplitude do nicho trófico foi calculada pelo índice de diversidade de Shannon, conforme sugerido por Aguiar (2003). Este índice mede o grau de incerteza em prever a que espécie pertencerá um indivíduo (no caso, um tipo polínico) tomado ao acaso, de uma amostra com determinado número de espécies e de indivíduos. Quanto menor o valor do índice, menor o grau de incerteza e, portanto, a diversidade da amostra é baixa. A dominância dos tipos polínicos, que indica o grau de uniformidade de coleta de tipos polínicos pelas abelhas, também foi calculada. O índice de Shannon foi calculado pela fórmula: $H' = -\sum p_i * \ln p_i$, onde p_i é a abundância relativa do tipo polínico i na amostra e $\ln p_i$ é o log neperiano

de pi; e o índice de dominância pela fórmula: $d = N_{max}/N$, onde N_{max} é o número de grãos do tipo polínico mais abundante da espécie e N é o número total de grãos da espécie. Estes dados foram gerados pelo programa estatístico Past (versão 2.03, Hammer *et al.* 2001).

A sobreposição do nicho trófico interespecífico total foi calculada utilizando o índice de Pianka no algoritmo Rosário. Neste, os valores gerados variam de 0 a 1, onde o valor 0 corresponde a nenhuma sobreposição entre as espécies e 1 a máxima sobreposição. Valores acima de 0,6 indicam alta sobreposição, maiores de 0,3 e menores de 0,6 indicam sobreposição moderada e abaixo de 0,3 sobreposição baixa (Santos *et al.* 2013). Para o cálculo da sobreposição de nicho trófico foram utilizadas matrizes de frequência relativa de tipos polínicos nos ninhos das cinco espécies de abelhas nos seguintes períodos: durante todo o período de amostragem (tempo total), no período chuvoso de 2009/2010, no período chuvoso de 2012/2013, no ano 2008-2009 e no ano 2009-2010 (cada período de um ano compreendendo uma estação seca e uma chuvosa).

A sobreposição das cinco espécies par a par foi analisada através do índice de sobreposição de Pianka no programa Rosário (Castro-Arellano *et al.* 2010). Foram utilizadas matrizes da frequência relativa dos tipos polínicos encontrados nos ninhos das duas espécies comparadas, repetindo até que cada espécie tivesse sido analisada com as outras quatro.

A sobreposição intraespecífica também foi analisada pelo índice de sobreposição de Pianka no algoritmo Rosario. Para esta análise, uma matriz com a frequência dos tipos polínicos (colunas) em cada ninho (linhas) foi construída para cada espécie. As matrizes foram analisadas no programa TimeOverlap (Castro-Arellano *et al.* 2010).

3.6 Uso do material de construção dos ninhos

Os ninhos de *Carloticola paraguayensis* (Schrottky, 1908) (Megachilidae, Anthidiini), *Megachile (Pseudocentron) nudiventris* Smith, 1853 (Megachilidae, Megachilini) e *Megachile (Ptilosarus) sp1* (Megachilidae, Megachilini) foram analisados em laboratório para descrição da arquitetura e determinação do material de construção das células. Estas espécies foram escolhidas devido ao

grande número de ninhos obtidos neste trabalho e ausência de dados em literatura. Ninhos construídos em tubos de cartolina foram abertos longitudinalmente, com auxílio de estiletes e caracterizados de acordo com os parâmetros descritos por Krombein (1967) e utilizado por vários autores, como Marques (2008) e Teixeira *et al.* (2011):

- comprimento e diâmetro das cavidades (NA) utilizadas;
- tipos de materiais utilizados na construção dos ninhos;
- número e tipo de células construídas.

Dados obtidos foram comparados com outras espécies de Megachilini (Costa *et al.* 2007; Marques 2008; Schwartz 2009; Teixeira *et al.* 2011 e Mello 2012) e Anthidiini (Davidson 1895; Müller 1996; Morato 2001; Payette 2001; Alves-dos-Santos 2004; Camarotti-de-Lima & Martins 2005; Gibbs & Heffield 2009; Schwartz 2009 e O'Brien *et al.* 2012) descritas na literatura e com espécies de *Megachile* (*Chysosarus*) em (Mello 2012) que ocorreram em simpatria com as espécies descritas neste estudo. Além disso, foi calculada a distância média entre as tégulas das asas de cinco fêmeas de cada espécie de abelha. Esta medida foi realizada com a finalidade de auxiliar na comparação das dimensões dos ninhos construídos por essas fêmeas.

RESULTADOS

4.1 Análise temporal

Dezenove espécies de Megachilidae emergiram de 103 ninhos construídos por 17 espécies no período de 2008 a 2010, e de 20 ninhos construídos por duas espécies entre 2012 e 2013.

Entre 2008 e 2010, a temperatura média mensal variou de 18,6°C (julho/2008) a 28,3°C (fevereiro/2010) e a pluviosidade mensal de 18,3mm (agosto/2010) a 570,7mm (novembro/2008) (fig. 6). A abundância total de ninhos (fig. 6) foi positivamente correlacionada com as médias mensais de temperatura ($r=0,62$ e $p<0,05$) e com a pluviosidade mensal ($r=0,37$ e $p<0,05$).

Maior abundância de ninhos foi verificada na estação chuvosa, ao longo de todo período de estudo (fig. 6 e tab. 1). As espécies com maior abundância de ninhos foram: *Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides* Moure, 1943 (n=28), *Megachile (Chrysosarus) sp1* (n=19), *Carlaticola paraguayensis* (Schrottky, 1908) (n=16), *Megachile (Ptilosarus) sp1* (n=16) e *Megachile (Pseudocentron) nudiventris* Smith, 1853 (n=12). Destas, apenas *M. (C.) sp1* teve atividade exclusivamente no período chuvoso. Nos anos de 2012/2013 ocorreram apenas duas das 19 espécies de Megachilidae amostradas na área (tab. 1).

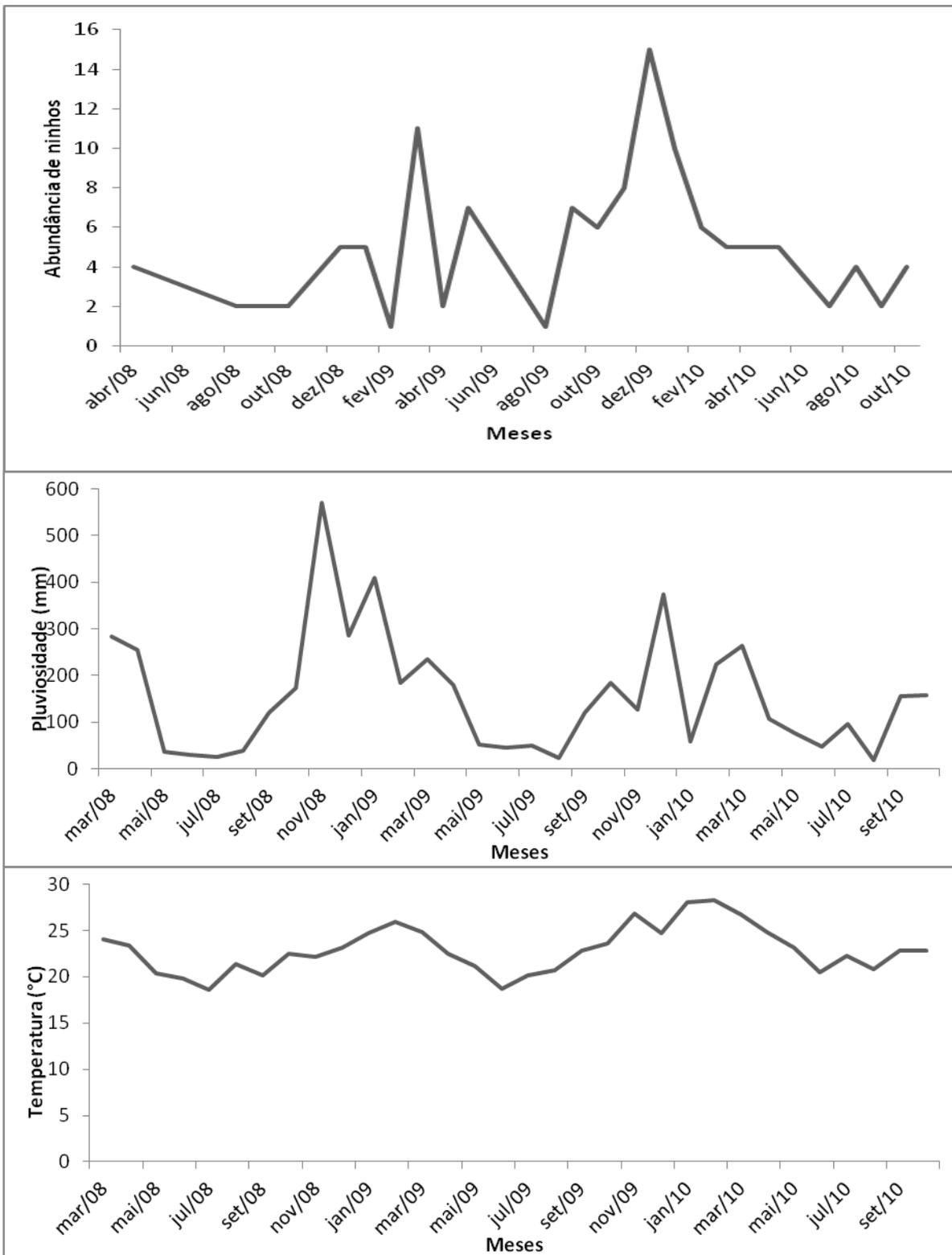


Figura 6: Abundância de ninhos construídos, Pluviosidade e Temperatura médias mensais nos períodos de 2008 a 2010 na Reserva Biológica União, RJ. Dados da estação meteorológica local.

Tabela 1: Abundância de ninhos de Megachilidae construídos em ninhos-armadilha na Reserva Biológica União, RJ, no período estudado. As cinco espécies mais abundantes estão indicadas em negrito. *espécies cleptoparasitas

	Seca 2008	Chuvosa 2008/09	Seca 2009	Chuvosa 2009/10	Seca 2010	Chuvosa 2012/13
ANTHIDIINI						
<i>Carloticola paraguayensis</i> (Schrottky, 1908)				2	2	12
<i>Hoplostelis nigrifida</i> (Friese, 1910)*			2			
<i>Hypanthidium divaricatum</i> (Smith, 1854)		2				
<i>Hypanthidium foveolatum</i> (Alfken, 1930)		1				
<i>Saranthidium marginata</i> Moure & Urban, 1994		1	3			
MEGACHILINI						
<i>Megachile (Austromegachile) facialis</i> Vachal, 1909		1				
<i>M. (Chrysosarus) pseudanthidioides</i> Moure, 1943	2	1		8	9	8
<i>M. (Chrysosarus) sp1</i>		3		17		
<i>M. (Melanosarus) brasiliensis</i> Dalla Torre, 1896		2			1	
<i>M. (Melanosarus) nigripennis</i> Spinola, 1841				1		
<i>M. (Moureapis) cf benigna</i> Mitchell, 1930	1					
<i>M. (Moureapis) pleuralis</i> Vachal, 1909			2			
<i>M. (Moureapis) pseudopleuralis</i> Schrottky, 1913			2			
<i>M. (Pseudocentron) incita</i> Mitchell, 1930		3				
<i>M. (Pseudocentron) nudiventris</i> Smith, 1853	1	1	4	5	1	
<i>M. (Pseudocentron) cf subcingulata</i> Moure, 1945				2		
<i>M. (Ptilosarus) sp1</i>	2	5		6	3	
<i>M. (Ptilosarus) sp2</i>		2		7		
<i>Coelioxys</i> spp*	2	2	4	3	2	
Abundância total de ninhos	8	24	17	51	18	20
Riqueza de espécies	5	12	6	9	6	2

Os índices de sobreposição temporal variaram entre 0,09 e 0,34, valores considerados baixos (tab. 2). A exceção foi para o período chuvoso de 2009/2010 (0,34), cuja sobreposição entre as espécies foi considerada moderada, porém com valor próximo ao limite entre as categorias. Considerando-se períodos de tempo consecutivamente maiores a partir de uma estação (chuvosa 12/13), passando a duas estações (seca09/chuvosa10) até o período todo de amostragem, os valores de sobreposição diminuíram (Pianka= 0,21; 0,19; e 0,09, respectivamente) (tab. 2). Quando comparadas as mesmas estações em anos diferentes, os valores de sobreposição foram semelhantes (estações chuvosas 09/10 e 12/13: Pianka= 0,34 e 0,21, respectivamente). Quando considerado todo período amostral, a sobreposição aumentou quando as espécies raras foram

retiradas da análise (tab. 2). Os valores de sobreposição calculados pelos índices não foram estatisticamente diferentes do esperado ao acaso ($p > 0,05$) (tab.2).

Tabela 2: Sobreposição de nicho temporal e respectivos valores de significância (p) calculados pelas abundâncias relativas dos ninhos de Megachilidae durante todo o período de estudo, em estações e em períodos de um ano na Reserva Biológica União, RJ. Valor com asterisco é considerado moderado, todos os demais são baixos. Índices com $p > 0,05$ não diferem estatisticamente do esperado ao acaso

	Todo período	Todo período (exceto raras)	Seca 2009/10	Chuvosa 2009/10	Chuvosa 2012/13	Abr2008 a Mar2009	Abr2009 a Mar2010
Índice Pianka	0,09	0,15	0,17	0,34*	0,21	0,19	0,19
p	0,4	0,36	0,67	0,59	0,23	0,68	0,88

4.2 Interações com flores e nicho trófico

As cinco espécies de abelhas selecionadas para esta análise (fig. 7) utilizaram no aprovisionamento das células de cria 54 tipos polínicos (fig. 8), pertencentes a pelo menos 18 famílias de plantas (tab. 3). As famílias com maior riqueza de tipos polínicos utilizados pelas abelhas foram Fabaceae (9), Asteraceae (8) e Bignoniaceae (4) e as com maior abundância relativa nas amostras (entre 12,5 e 85,8%) foram Fabaceae, Asteraceae, Anacardiaceae e Euphorbiaceae (tab. 3).

Ninhos de *C. paraguayensis* foram aprovisionados com 22 tipos polínicos, sendo *Mimosa ceratonia* L. (Fabaceae) e *Dalechampia* sp. (Euphorbiaceae) espécies importantes na alimentação da prole dessas abelhas (respectivamente 47,28% e 12,5% dos grãos nas amostras). *M. (C.) pseudanthidioides* utilizou 30 tipos polínicos sendo que duas espécies da família Fabaceae foram as mais representativas em seus ninhos (*Mimosa ceratonia* = 41,95% e Mimosoidea Tipo 1 = 18,52%). Dos 25 tipos polínicos nos ninhos de *M. (C.)* sp1, *Mimosa ceratonia* (31%), Tipo1 (15,25%) e *Tapirira* (12,5%) foram os mais abundantes. *M. (P.) nudiventris* utilizou sete tipos; dentre eles, *Baccharis* tipo1 (45,55%) e *Mimosa ceratonia* (33,94%) foram os mais abundantes (tab.3).



Figura 7: Espécies de Megachilidae mais abundantes em ninhos amostrados na ReBio União, RJ A=*Carloticola paraguayensis*; B=*Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides*; C=*Megachile (Chrysosarus) sp1*; D= *Megachile (Pseudocentron) nudiventris* e E=*Megachile (Ptilosarus) sp1*. Barra= 1cm.

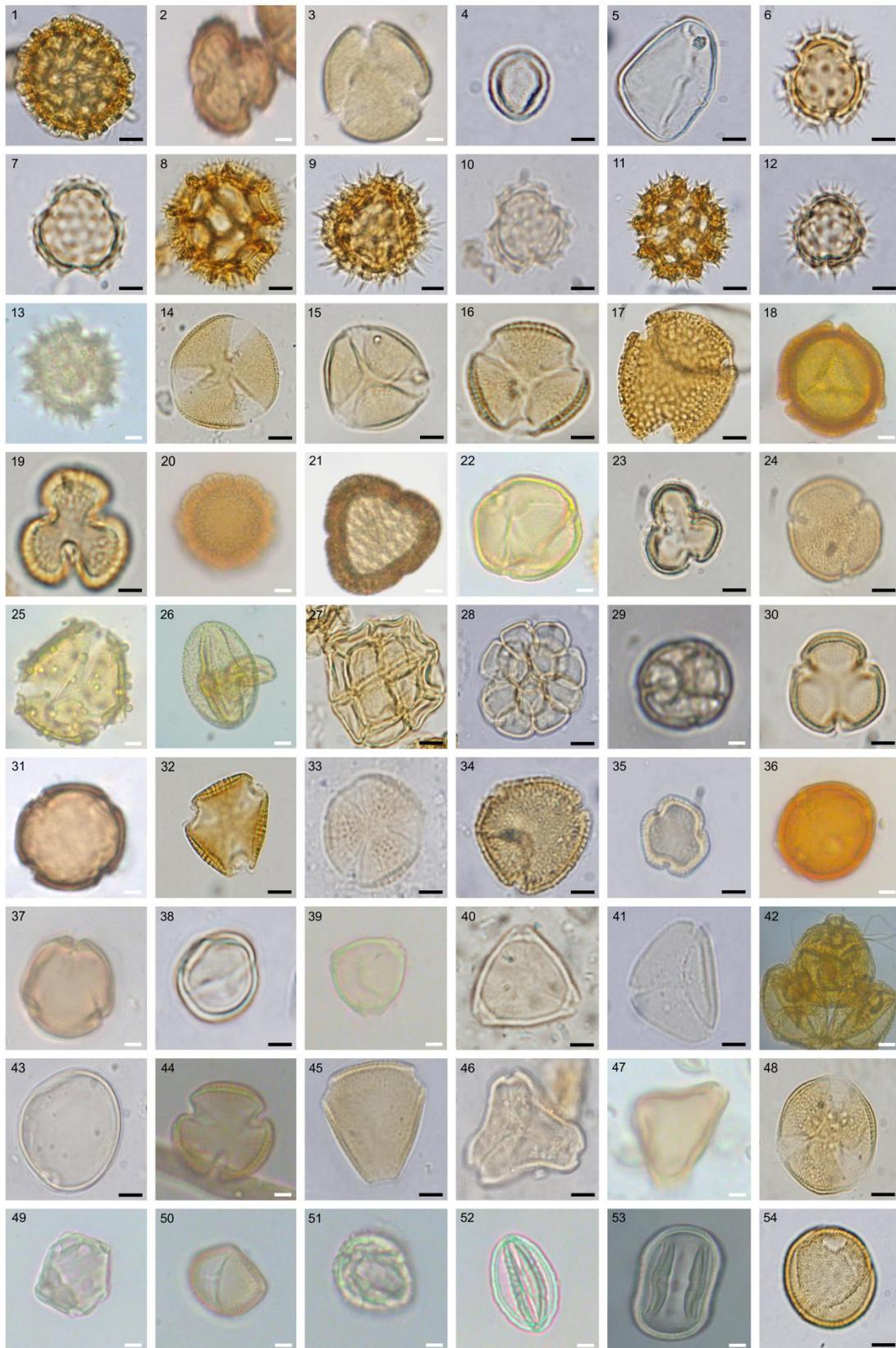


Figura 8: Tipos polínicos encontrados nos ninhos das cinco espécies de Megachilidae mais abundantes na ReBio União, RJ. Os tipos 1 a 54 seguem a ordem apresentada na tabela 3. Barra preta= 50µm; barra branca= 20µm.

Tabela 3: Porcentagem de grãos de pólen na massa de provisionamento e fezes de ninhos de Megachilidae na Reserva Biológica União, RJ

Família / Tipo polínico	<i>Carlaticola paraguayensis</i> n=12	<i>Megachile pseudanthidioides</i> n=27	<i>Megachile (Chrysosarus)</i> sp1 n=20	<i>Megachile (Pseudocentron)</i> sp1 n=6	<i>Megachile (Ptilosarus)</i> sp1 n=14
Amaranthaceae					
1- <i>Blutaparon</i>		<1			
Anacardiaceae					
2- <i>Anacardium occidentale</i>	2,4	<1			
3- <i>Tapirira</i>	5,8		12,5	1	
35- <i>Lithraea</i>	5,45		1,8		
Araceae					
4- <i>Anthurium</i>			<1		
5-Tipo 1		<1	5,7		
Asteraceae					
6- <i>Baccharis</i> – Tipo 1	<1	6,62	<1	45,55	1
7- <i>Baccharis</i> – Tipo 2		4,45		<1	
8- <i>Caatinganthus</i>		<1			
9- <i>Cololobus</i>		1,63	4,6		
10- <i>Eupatorium</i>		<1			
11- <i>Lessingianthus</i>			4		
12- <i>Mikania</i>			<1		
13- <i>Vernonanthura</i>	<1	<1		7,57	<1
Bignoniaceae					
14- <i>Arrabidaea</i>		<1	3,9		
15- <i>Lundia</i>			2		
16- <i>Tabebuia</i>		4,43			
17-Tipo 1			1,1		
Boraginaceae					
18- <i>Tournefortia</i>	1				
Capparaceae					
19- <i>Capparis</i>	<1	<1	1,2		
Convolvulaceae					
20- <i>Evolvulus</i>		<1		5,66	
Euphorbiaceae					
21- <i>Dalechampia</i>	12,5	2,82			
22- <i>Sebastiania</i>	1,38	2			
Fabaceae					
23-Tipo 1			2,5		
24-Tipo 2			<1		
Caesalpinioideae					
25- <i>Bauhinia</i>	<1				
26-Tipo 1	<1				
Mimosoideae					
27- <i>Acacia</i>		<1			

Tabela 3: continuação

Família / Tipo polínico	<i>Carloticola paraguayensis</i>	<i>Megachile pseudanthidioides</i>	<i>Megachile (Chrysosarus) sp1</i>	<i>Megachile (Pseudocentron) sp1</i>	<i>Megachile (Ptilosarus) sp1</i>
28- <i>Mimosa ceratonia</i>	47,28	41,95	31	33,94	85,80
29-Tipo 1	1,33	18,52	8,6		12,63
Papilionoideae					
30- <i>Aeschynomene</i>	1,53	1,94			
31-Tipo 1		<1			<1
Gesneriaceae					
32- <i>Nematanthus</i>		<1			
33-Tipo 1			<1		
34-Tipo 2		<1			
Malpighiaceae					
36- <i>Banisteriopsis</i>	3,1				
37- <i>Byrsonima</i>		2,31	<1		
Melastomataceae					
38-Tipo 1			<1		
Myrtaceae					
39- <i>Eugenia</i> - Tipo 1	<1	<1	<1		
40- <i>Eugenia</i> - Tipo 2		<1	<1		
41- <i>Myrcia</i>		<1			
Onagraceae					
42- <i>Ludwigia</i>	1,46	1,11	<1	5,82	
Poaceae					
43-Tipo 1		2,44			
Rubiaceae					
44- <i>Coffea</i>	2,06		2		
Sapindaceae					
45- <i>Alophylus</i>			<1		
46- <i>Cupania</i>		<1			
47-Tipo 1					<1
Não Identificado					
48-Tipo 1	4	2,22	15,35		
49-Tipo 2	1,7				
50-Tipo 3	<1				
51-Tipo 4	2,85				
52-Tipo 5	2,81				
53-Tipo 6	<1				
54-Tipo 7			<1		
Nº total de tipos polínicos nos ninhos	24	30	26	7	6
Nº de famílias vegetais	10	15	13	5	3

A rede de interações qualitativa obtida a partir da identificação dos grãos de pólen das amostras de alimento das cinco espécies de abelhas mais abundantes está apresentada na figura 9. A rede apresenta um total de 90 ligações, sendo *M. (C.) pseudanthidioides* a espécie com o maior número de ligações (30) e *M. (P.) sp1* com o menor (6). As abelhas associaram-se a espécies vegetais de no máximo 15 famílias (tab.3 e fig.9). Asteraceae e Fabaceae possuem a maior riqueza de espécies ou tipos polínicos utilizados pelas abelhas. *Mimosa ceratonia* (tipo 28, tab.3 e fig.9) e *Baccharis* Tipo1 (tipo 6) foram utilizadas por todas as espécies de abelhas. *Ludwigia* (tipo 42), Mimosoidea Tipo1 (tipo 29) e *Vernonanthura* (tipo 13) foram utilizadas por quatro das cinco espécies. Dos 54 tipos polínicos observados nas amostras (tab. 3), 31 tipos foram utilizados por apenas uma das espécies de abelhas (fig. 9).

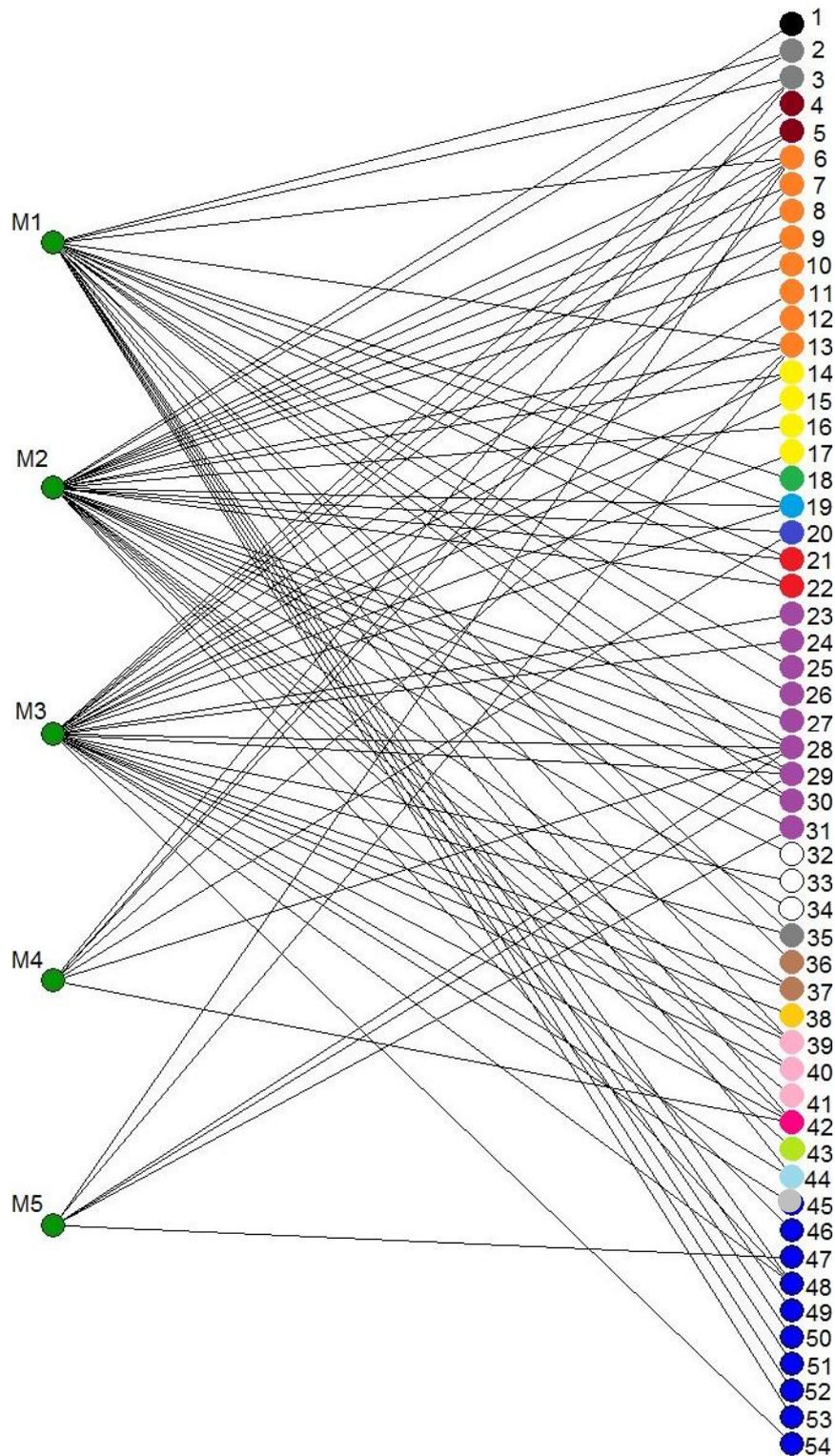


Figura 9: Rede qualitativa de interações entre Megachilidae (M1 a M5) e plantas (1 a 54, conforme numeração na tabela 3), a partir de material de aprovisionamento de ninhos na ReBio União, RJ. M1= *Carlaticola paraguayensis*, M2= *Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides*, M3= *Megachile (Chrysosarus) sp1*, M4= *Megachile (Pseudocentron) nudiventris* e M5= *Megachile (Ptilosarus) sp1*. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica. Tipos polínicos 48 a 54 não foram identificados.

A rede foi considerada robusta ($R= 0,61$), sendo estatisticamente diferente do esperado ao acaso ($p<0,001$) e apresentou-se significativamente aninhada (tab. 4).

A rede quantitativa das interações entre as espécies de Megachilidae e plantas está apresentada na figura 12. Para *M. (C.) pseudanthidioides*, além do tipo 28, os tipos 29 e 6 também apresentaram alta frequência relativa (>5%). *M. (P.)* sp1 utilizou os tipos 28 e 29 em maior frequência, enquanto para *M. (C.)* sp1 observa-se alta frequência (>5%) dos tipos 48, 3, 5, 11, 9 e 44. Para *M. (P.) nudiventris*, o tipo polínico 6 (*Baccharis*) é o mais frequente e os tipos 13, 20 e 42 (*Vernonanthura*, *Evolvulus* e *Ludwigia*, respectivamente) também apresentaram alta frequência nas amostras. *C. paraguayensis* também tem o tipo 28 como o mais representativo em seus ninhos, seguido de *Dalechampia* (tipo 21), *Tapirira* (tipo 3) e *Lithraea* (tipo 35) (fig. 10).

Tabela 4: Métricas da rede de interação das espécies de Megachilidae e plantas ocorrentes na ReBio União, RJ: Robustez à eliminação aleatória das abelhas e Aninhamento NODF (Nestedness Metric Based on Overlap and Decreasing Fill)

Robustez	NODF	NODF (Er)
R=0,61; p<0,001	44,79	36,22; p=0,01

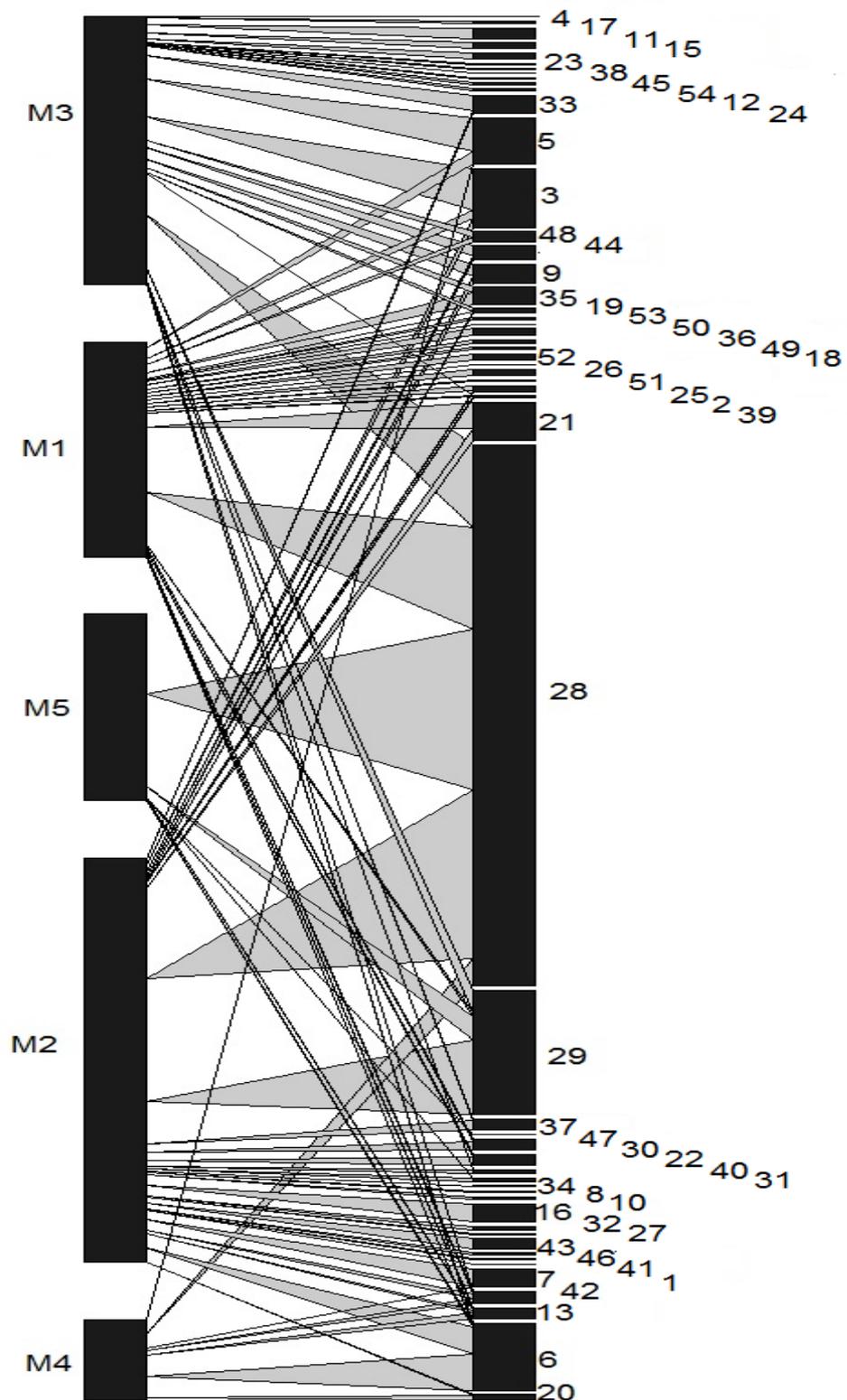


Figura 10: Rede quantitativa de interações entre Megachilidae (M1 a M5) e plantas (1 a 54, conforme numeração na tabela 3), a partir da frequência relativa dos tipos polínicos em ninhos das abelhas na ReBio União, RJ. M1= *Carloticola paraguayensis*, M2= *Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides*, M3= *Megachile (Chrysosarus) sp1*, M4= *Megachile (Pseudocentron) nudiventris* e M5= *Megachile (Ptilosarus) sp1*.

A amplitude de nicho trófico variou entre as espécies, sendo *M. (C.)* sp1 a espécie com maior amplitude (Shannon=2,306) e *M. (P.)* sp1 a que apresentou menor valor (0,481). Os valores de dominância apresentaram ordem inversa à amplitude, sendo o maior deles apresentado por *M. (P.)* sp1 (tab. 5).

Tabela 5: Índices de amplitude (Shannon) e dominância de nicho trófico de espécies selecionadas de Megachilidae na ReBio União, RJ

	<i>C.</i> <i>paraguayensis</i>	<i>M.</i> (<i>Chrysosarus</i>) <i>pseudanthidioides</i>	<i>M.</i> (<i>Chrysosarus</i>) sp1	<i>M.</i> (<i>Pseudocentron</i>) <i>nudiventris</i>	<i>M.</i> (<i>Ptilosarus</i>) sp1
Shannon	2,07	2,16	2,31	1,30	0,48
Dominância	0,25	0,22	0,15	0,34	0,79

A sobreposição de nicho trófico variou entre 0,44 e 0,86 nas estações chuvosas; entre 0,26 nos anos de 2008/09 e 0,68 nos de 2009/10. A sobreposição foi alta no período total. No período chuvoso de 2012/13 foi alta e moderada no chuvoso de 2009/10. Nos anos de 2008/09 a sobreposição foi baixa e de moderada a alta nos anos de 2009/10 (tab. 6). Com exceção do período 2008/09, todos os outros períodos foram estatisticamente significativos.

Tabela 6: Índices de sobreposição de nicho trófico (Pianka) e seus respectivos valores de significância (p), baseados nas abundâncias relativas dos tipos polínicos em ninhos de Megachilidae na ReBio União, RJ. Foram considerados diferentes períodos de tempo: todo período amostral (total), uma estação chuvosa em anos distintos e duas estações subsequentes no período de um ano

	Total	Chuvosa 2009/2010	Chuvosa 2012/2013	2008/2009	2009/2010
Pianka	0,74	0,44	0,86	0,26	0,68
p	0,0001	0,0037	0,023	0,14	0,0002

O índice de sobreposição trófica par a par entre as espécies variou de 47% a 93%, e na maioria das comparações foi maior que 60% (tab. 7). Maiores valores de sobreposição foram observados entre *M. (P.)* sp1 com *C. paraguayensis* e com

M. (C.) pseudanthidioides, e o menor foi entre *M. (C.)* sp1 e *M. (P.) nudiventris* (tab. 7). Comparações envolvendo *M. (P.) nudiventris* apresentaram os menores índices de sobreposição.

Tabela 7: Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de Megachilidae com ocorrência na ReBio União, RJ, baseado em material de provisionamento das células de cria (A-E= espécies de abelhas correspondentes)

		M1	M2	M3	M4	M5
<i>Carloticola paraguayensis</i>	M1	-	0,87	0,82	0,56	0,93
<i>M. pseudanthidioides</i>	M2		-	0,81	0,63	0,93
<i>M. (Chrysosarus) sp1</i>	M3			-	0,47	0,81
<i>M. nudiventris</i>	M4				-	0,59
<i>M. (Ptilosarus) sp1</i>	M5					-

A sobreposição intraespecífica avaliada através do índice de Pianka variou de 0,14 para *M. (P.) nudiventris* a 0,75 para *M. (P.)* sp1, respectivamente (tab. 8). Todas as espécies tiveram sobreposição trófica considerada padrões reais das espécies, diferentes do acaso, uma vez que foram estatisticamente significativas ($p < 0,05$). Todas as espécies apresentaram seus índices de sobreposição alimentar considerados de baixo a médio, com exceção de *M. (P.)* sp1 com sobreposição de 75% entre os ninhos (tab. 8). A sobreposição intraespecífica (tab. 8) foi menor que a sobreposição interespecífica obtida na comparação par a par entre as espécies (tab.7), na maioria das comparações. Exceção foi observada para *M. (P.)* sp1, cuja sobreposição intraespecífica (0,75) foi maior do que a observada na comparação com *M. (P.) nudiventris* (0,59).

Tabela 8: Índice de sobreposição intraespecífica de nicho trófico (Pianka e Czechanowski) e respectivos valores de significância (p), considerando os tipos polínicos em ninhos de Megachilidae na ReBio União, RJ

	C. <i>paraguayensis</i>	M. <i>pseudanthidioides</i>	M. (<i>Chrysosarus</i>) sp1	M. (<i>Pseudocentron</i>) <i>nudiventris</i>	M. (<i>Ptilosarus</i>) sp1
Pianka	0,24	0,3	0,14	0,42	0,75
p	0,0001	0,0001	0,0002	0,024	0,0001

4.3 Análise dos materiais de construção de ninhos

As cinco espécies analisadas neste estudo utilizaram os seguintes materiais na construção de seus ninhos: folhas, pétalas, resina, argila e areia. *M. (C.) pseudanthidioides*, *Megachile (C.)* sp1, *Megachile (P.) nudiventris* e *Megachile (P.)* sp1 (Megachilini) utilizaram principalmente folhas ou pétalas enquanto *C. paraguayensis* (Anthidiini) utilizou resina.

Doze ninhos de *C. paraguayensis* construídos entre outubro de 2012 e março de 2013 apresentaram-se como um tubo compacto de argila ou areia aglutinada com resina, e as células eram separadas por tampões do mesmo material. As células são construídas de resina e argila, com exceção de dois ninhos que apresentavam resina e areia, além de botões florais nas paredes das células vestibulares. O fundo da célula é arredondado e a lateral é lisa e alinhada com o NA (fig. 11). A fêmea depositou argila e resina ao fundo do ninho armadilha e somente em cima deste material construiu a primeira célula. Em todos os ninhos não havia alimento nem ovos na última célula, mais próxima da abertura do ninho-armadilha e considerada como célula vestibular. Em 10 dos 12 ninhos analisados, esta célula foi preenchida com botões florais (fig. 11E) identificados como botões de Asteraceae pela presença de tricomas glandulares, e de Malpighiaceae pela presença de glândulas de óleo nas sépalas.

Nos ninhos analisados de *M. (C.) pseudanthidioides* (n=20) e *M. (C.)* sp1 (n=19), as células foram construídas com fragmentos de folhas ou pétalas aglutinados com argila. Assim como *C. paraguayensis*, os ninhos consistiam de uma única série linear de células e sempre começavam no fundo do ninho-armadilha, sem qualquer material depositado antes da construção da primeira célula. Na maioria das vezes, os ninhos de *M. (Chrysosarus)* continham um espaço entre a última célula e a abertura do ninho-armadilha (fig. 11A e 11D). As duas espécies também não utilizaram o fundo do ninho armadilha, com folha e/ou pétalas no fundo formando a primeira célula (fig.11A e 11C). Discos circulares de folhas e pétalas formavam os tampões de fechamento e as partições das células e cortes alongados destes materiais estavam nas laterais e bases das células dos ninhos, sendo que nessas últimas a parede era mais estreita (fig. 12). Esses

materiais foliares eram firmemente aderidos aos tubos de argila dos ninhos e não eram fixados à parede do ninho-armadilha.

M. (P.) nudiventris utilizou apenas folhas na construção dos dez ninhos analisados (fig. 11). Esta espécie também construiu uma série linear de células, e na maioria dos ninhos a fêmea utilizou todo o espaço disponível do ninho-armadilha (fig. 11B). Todos os ninhos começavam formando a primeira célula no fundo do ninho-armadilha (fig. 11A) através de um tubo oco de folhas frouxamente arranjadas (fig. 11). As partições eram feitas por discos circulares de folhas (fig. 12) e as laterais das células dos ninhos eram de pedaços de folhas alongados com a base dobrada para dentro, auxiliando o fechamento da base da célula (fig. 12, folha central). Em três ninhos foi possível perceber a presença de no mínimo dois tipos de folha: dois deles apresentavam folhas com nervura do tipo paralelinérvea e do tipo peninérvea (fig. 12). Além disso, foram observadas diferenças quanto à pilosidade das folhas.

M. (P.) sp1 construiu 14 ninhos com uma série linear de células e uma camada fina de argila revestindo lateralmente as células, semelhante ao observado para *M. (C.) pseudanthodioides*. Entretanto, de modo distinto, utilizou apenas folhas na construção das células que ficavam firmemente presas a uma camada fina de argila. Na maioria dos ninhos a construção era iniciada no fundo do ninho-armadilha e também existia espaço entre o tampão final e a abertura do ninho-armadilha (fig. 11A e 11D). As folhas da base eram em forma de disco e nas laterais o formato era alongado. Um único ninho apresentou aro de argila prendendo também as folhas circulares das partições.



Figura11: Estrutura dos ninhos de *Megachile (Pseudocentron) nudiventris*; Megachilidae e Trypoxylon (Hymenoptera, Sphecidae); e *Carlaticola paraguayensis*, na ReBio União, RJ. A- folhas depositadas no fundo do NA formando a primeira célula, neste caso a parede do NA não é utilizado como parede do ninho construído. B- ninho terminando próximo à abertura do NA, utilizando toda a cavidade. C- representa a utilização do fundo do NA como parede para a célula de seu ninho, essa espécie separa as células com um tampão de argila. D- espaço deixado entre a última célula e a abertura do NA. E- preenchimento da última célula com botões florais (material branco representa a cartolina do NA rasgada ao abrir por estar aderida à resina do ninho construído).



Figura 12: Folhas retiradas de ninhos de *M. (Pseudocentron) nudiventris*. Uma folha com nervuras paralelinérvea utilizada na parede lateral do ninho, uma folha peninérvea também utilizada na lateral do ninho e disco circular utilizado nas partições e tampões dos ninhos (Barra = 1cm).

As dimensões dos ninhos e células das espécies estudadas estão apresentadas na tabela 9. A distância média entre as tégulas das fêmeas de *C. paraguayensis* foi de 3mm, em fêmeas de *M. (C.) pseudanthidioides* foi 4,2mm, em fêmeas de *M. (C.) sp1* foi 4,3mm, em *M. (P.) nudiventris* foi 4,1mm e em *M. (P.) sp1* foi 2,8mm.

Tabela 9: Diâmetro do ninho-armadilha (NA), comprimento do ninho construído, variação no número e amplitude do comprimento das células (média ± desvio padrão) de Megachilidae na Reserva Biológica União, RJ Medidas apresentadas em mm

	Diâmetro do NA	Comprimento do ninho	Nº de células	Comprimento da célula
<i>Carloticola paraguayensis</i> n= 12 ninhos e 50 células	6-10 (8±0,8)	57,9-90,1 (73,2±13,3)	3-6 (4,5±1,0)	8,3-28,9 (16,86±6,3)
<i>M. pseudanthidioides</i> n= 20 ninhos e 72 células	6-14,2 (8,5±3,0)	16,1-111,6 (70,7±2,5)	1-9 (4,5±1,7)	9,1-24,2 (15,5±2,6)
<i>M. (Chrysosarus) sp1</i> n= 19 ninhos e 88 células	8-18,1 (10,8±3,6)	32,5-153,0 (85,1±3,9)	1-10 (4,9±2,4)	11,5-20,7 (15±1,8)
<i>M. (Pseudocentron) nudiventris</i> n=10 ninhos e 57 células	10,3-16,8 (13,5±2,2)	62,2-214,4 (130,5±46,5)	4-9 (5,7±1,6)	11,7-40,8 (24±6,4)
<i>M. (Ptilosarus) sp1</i> n=14 ninhos e 67 células	6	15,4-71,1 (53,3±17,4)	1-8 (4,5±1,8)	7,0-15,9 (9,9±1,6)

DISCUSSÃO

5.1 Análise temporal

A consideração do tempo como variável a ser analisada no estudo do nicho de espécies de ciclo curto, como as abelhas, é importante como indicam os resultados deste estudo. A maior abundância de ninhos construídos e o maior número de espécies em atividade na estação chuvosa estão relacionados aos maiores valores de temperatura e de pluviosidade nesta estação. Este resultado concorda com outros trabalhos (Gonçalves & Zanella 2003; Aguiar & Zanella 2005; Reis 2006; Teixeira *et al.* 2011) e pode também estar relacionado à maior disponibilidade de recursos florais neste período do ano. A sobreposição da atividade ao longo do tempo entre as espécies de Megachilidae na Rebio União foi considerada baixa quando comparada à observada para comunidades de abelhas em outros locais, como na Caatinga (Santos *et al.* 2013), provavelmente devido à oferta de recursos alimentares mais constantes na Mata Atlântica, em relação à outros biomas. Além disso, o maior número de espécies analisadas na

Caatinga por Santos *et al.* (2013) possivelmente contribuiu para a maior sobreposição observada pelos autores.

Estudos do nicho ecológico utilizando índices como ferramentas analíticas, como apresentado neste trabalho, ainda são escassos, o que limita as análises comparativas entre comunidades distintas. Entretanto, comparando-se a mesma comunidade com o uso destes índices percebe-se que o nicho temporal foi menos determinante na sobreposição entre espécies de Megachilidae que o nicho trófico. Santos *et al.* (2013) verificaram padrão inverso, o que novamente pode ser interpretado pela diferença observada entre as áreas de estudo, pois na Caatinga as condições climáticas mais severas provavelmente restringem o período de atividades das abelhas ao longo do ano (Martins 1994; Aguiar *et al.* 1995; Viana *et al.* 1997).

5.2 Nicho trófico

As cinco espécies de Megachilidae utilizaram diversas fontes de pólen, demonstrando que podem ser consideradas generalistas no uso de recursos alimentares, com exceção de *M. (P.)* sp1. O comportamento generalista das abelhas Megachilidae quanto a coleta de recursos também foi citado por Santos (2011) para *Megachile (Sayapis) dentipes* Vachal, 1909 e Tscharntke *et al.* (1998) para algumas espécies dos gêneros *Megachile* e *Osmia*. No presente estudo, o comportamento generalista possibilita maior amplitude de nichos para estas espécies (Ramalho 1990; Begon *et al.* 2007; Ramalho *et al.* 2007; Ricklefs 2010; Townsend *et al.* 2010), através do uso de grande riqueza de recursos na área, considerada de alta diversidade de espécies vegetais (Rodrigues 2004; Carvalho *et al.* 2008).

Apesar da grande amplitude do nicho trófico, observa-se preferência por algumas famílias vegetais utilizadas em alta frequência no provisionamento das células. Fabaceae e Asteraceae foram utilizadas pelas cinco espécies de abelhas (em frequência maior do que 5% por pelo menos três espécies), Anacardiaceae e Onagraceae foram utilizadas por quatro das cinco espécies (pelo menos uma delas representando mais de 5% do material polínico), e Bignoniaceae representou mais de 5% do material provisionado pelas duas espécies de

abelhas que utilizaram esta família de plantas. A importância de Fabaceae e Asteraceae para Megachilidae já era conhecida na literatura para diversos ambientes, como floresta úmida (Sierra & Pardo 2009), floresta Amazônica (Rech & Absy 2011), floresta estacional e ombrófila (Carvalho & Marchini 1999), Caatinga (Aguilar & Santos 2007; Santos *et al.* 2013), áreas urbanas (Kleinert-Giovanini & Imperatriz-Fonseca 1987; Agostini & Sazima 2003), Cerrado (Almeida 2002; Vieira *et al.* 2008), áreas agrícolas (Pearce *et al.* 2012) e em diversas regiões temperadas (Haider *et al.* 2014). Essas plantas podem ser consideradas importantes na dieta das abelhas por serem espécies com longo período de floração ou espécies com ampla abundância (Ramalho 1990; Ramalho *et al.* 1990; 2007), como também visto na ReBio União (Rodrigues 2004).

Algumas espécies visitadas por Megachilidae neste estudo pertencem a gêneros ainda não citados anteriormente como fontes importantes para o grupo (*Acacia*, *Anacardium*, *Eugenia*, *Evolvulus* e *Tabebuia*). Além destas, *Ludwigia* (Onagraceae) foi importante na alimentação de uma única espécie, *M. (P.) nudiventris*, e contribuiu para a redução da sobreposição de nicho. O uso de pólen de *Ludwigia* por espécies de *Megachile* foi relatado por outros autores como Buschini *et al.* (2009) e Santos *et al.* (2013). Isto pode demonstrar a importância deste gênero de planta na complementação da dieta de algumas espécies de *Megachile* em uma comunidade.

Dalechampia (Euphorbiaceae) foi utilizada em alta frequência na alimentação da prole de *Carloticola paraguayensis*. Espécies deste gênero vegetal disponibilizam para os visitantes resina floral, além de pólen (Armbruster 1984), podendo ser também a fonte do material de construção do ninho de *C. paraguayensis*. Se este for o caso, esta espécie vegetal assume maior importância, pois seria a fonte tanto de provisão quanto de material de construção para esta espécie de abelha.

As famílias Malpighiaceae, Melastomataceae Myrtaceae e Rubiaceae foram pouco frequentes no alimento larval das espécies estudadas. Este resultado corrobora observações anteriores que indicaram sua importância para espécies de Apidae, mas não de Megachilidae (Kleinert-Giovanini & Imperatriz-Fonseca 1987, Agostini & Sazima 2003, Vieira *et al.* 2008 e Rech & Absy 2011).

Megachilidae utilizou amplamente Asteraceae e Fabaceae na alimentação de sua prole, corroborando com Richards & Edwards (1988), Cane (2006, 2008) e Pearce *et al.* (2012) que citaram a importância dos serviços prestados por estas abelhas na polinização de plantas destas famílias. A importância de Fabaceae para Megachilidae já havia sido indicada por diversos autores (Garófalo *et al.* 2004, Haider *et al.* 2014, Eckhardt *et al.* 2014) em diferentes ecossistemas, como restinga (Nogueira & Vaz-de-Arruda 2006), bosques úmidos tropicais (Sierra & Pardo 2009), Caatinga (Aguiar 2003), Aguiar & Santos 2007), Cerrado (Vieira *et al.* 2008) e áreas agrícolas (O'Neill & O'Neill 2011, Pearce *et al.* 2012). No presente estudo, *Megachile (Ptilosarus)* sp1 utilizou *Mimosoidea* (Fabaceae) em 98,43% do seu provisionamento. Além disso, foi a espécie de abelha com maiores valores de sobreposição de nicho trófico tanto intraespecífico quanto interespecífico, podendo ser considerada uma espécie especialista e possivelmente oligolética. Várias espécies de abelhas restringem a dieta da cria ao pólen de apenas poucas espécies de plantas do mesmo gênero ou da mesma família de planta (Pinheiro & Schlindwein 1998), caracterizando comportamento oligolético. A especialização da coleta de pólen da família Fabaceae já foi citada para outras espécies de Megachilidae, como *Osmia (Orientosmia) maxillaris* Morawitz, 1875, *Osmia (Orientosmia) scheherezade* Peters, 1978, *Osmia (Orientosmia) maxschwarzi* Müller, 2012 e *Osmia (Osmia) melanocephala* Morawitz, 1875 (Haider *et al.* 2014).

A família Asteraceae também é citada como uma das mais importantes para Megachilidae (Cure *et al.* 1992), Martins 1994, Alves-dos-Santos 1999, Michener 2000, Garófalo *et al.* 2004, O'Neill & O'Neill 2011 e Pearce *et al.* 2012). O uso desta família em até 45% do conteúdo da célula, como verificado no presente estudo, reforça dados obtidos na região Neotropical (Haider *et al.* 2014). Santos (2011) encontrou Asteraceae como a família mais frequente utilizada por *M. (S.) dentipes* em áreas de monocultura de cana-de-açúcar com fragmentos de floresta ombrófila densa e policultura com vegetação aberta de espécies da Caatinga e espécies ruderais. Portanto, pode-se sugerir que essa família de plantas está mais relacionada a algumas espécies da tribo Megachilini que podem apresentar adaptações fisiológicas para utilização desses grãos de Asteraceae. A baixa

utilização de pólen desta família pode estar relacionada com propriedades químicas dos grãos que prejudicam a digestão pelas larvas (Müller & Kuhlmann 2008; Praz *et al.* 2008; Haider *et al.* 2014).

As redes qualitativa e quantitativa confirmaram a importância da diversidade local de plantas para as abelhas pelo alto número de ligações entre esses grupos. Além disso, as redes demonstram que *M. (C.) pseudanthidioides*, *M. (C.)* sp1 e *C. paraguayensis* provavelmente são mais generalistas na utilização de diferentes tipos polínicos, enquanto que *M. (P.) nudiventris* e *M. (P.)* sp1 são mais especialistas.

A rede quantitativa auxilia na compreensão da importância dos tipos florais para as espécies de abelhas e também pode ajudar no conhecimento sobre as espécies de plantas potencialmente polinizadas por essas abelhas. *M. (P.) nudiventris* foi mais frequentemente associada a *Baccharis* – Tipo 1 (Asteraceae), diferindo das outras quatro espécies analisadas que tiveram o tipo 28 (Fabaceae) como o mais frequente. Considerando a abundância relativa, os tipos 13 (Asteraceae) e 20 (Convolvulaceae) também são importantes para complementação da dieta de *M. (P.) nudiventris*, pois mesmo com uma menor abundância relativa, eles são representativos quando comparados proporcionalmente com os valores de abundância dos tipos 28 e 29 (ambos Fabaceae). Também é possível observar que *M. (C.)* sp1 é a mais generalista das espécies estudadas, pois mesmo com abundância de ninhos semelhante a *C. paraguayensis* tem maior número de ligações com plantas hospedeiras. *C. paraguayensis* e *M. (Chrysosarus)* sp1 provavelmente são as mais importantes como potenciais polinizadores do maior número de plantas, pois apresentam maior número de ligações exclusivas com grande parte dos tipos polínicos.

A rede de interações Megachilidae-plantas associadas foi considerada robusta, ou seja, a rede seria pouco sensível à perda de espécies. Essa alta robustez pode estar relacionada a não dependência dessas abelhas por poucas espécies de plantas, e a associação com plantas abundantes na área, o que aumenta a estabilidade da rede (Krishna *et al.* 2008). Essa robustez também contribui para confirmação da generalidade das espécies, pois como elas utilizam muitos tipos polínicos, a perda de uma espécie provavelmente é substituída por

outra mantendo a estrutura da rede. Esta ampla dieta foi descrita para outras comunidades de abelhas estudadas (Herrera 1996; Waser *et al.* 1996; Memmott 1999).

Os recursos utilizados pelas abelhas especialistas também são importantes para as espécies generalistas, caracterizando a rede como aninhada. Este resultado corrobora o estudo de Faria (2014) para diferentes espécies de Centridini e Tetrapediini. O padrão aninhado é o mais reconhecido nas redes de polinização (Bascompt *et al.* 2003; Bascompt 2006; Lewinsohn & Prado 2006), o que pode estar relacionado à disponibilidade de muitos tipos polínicos na área permitindo a coexistência de espécies generalistas e especialistas forrageando para coleta de recursos alimentares de forma semelhante.

A amplitude do nicho trófico neste estudo foi maior do que a observada para outras espécies solitárias como *Megachile (Pseudocentron)* sp. (Aguiar *et al.* 2013), *Centris aenea* e *Exomalopsis analis* (Aguiar 2003). Os dados de amplitude podem auxiliar na confirmação do caráter mais generalista de *M. (C.)* sp1, *M. (C.) pseudanthidioides* e *C. paraguayensis*.

Quando comparados à amplitude de espécies de abelhas sociais (Aguiar *et al.* 2013, por exemplo), os valores observados no presente estudo são menores. Este resultado seria esperado, em vista de características das espécies sociais como sobreposição de gerações, grande tamanho populacional e perenidade dos ninhos (Nogueira-Neto 1986), não observado nas abelhas solitárias como Megachilidae.

Segundo Heithaus (1979b), a amplitude de nicho trófico é uma medida dinâmica e pode ser influenciada por fatores como o tempo, o espaço, número de espécies e fenologia de florescimento. A variação da amplitude em relação a estas variáveis precisa ainda ser avaliada em futuros estudos.

A alta sobreposição de nichos tróficos observada para as espécies estudadas pode estar relacionada ao longo período de florescimento e a abundante floração na área. Apesar da alta sobreposição trófica, a diferença na atividade sazonal das abelhas, como observado pela baixa sobreposição temporal, pode reduzir a competição interespecífica, possibilitando a coexistência

de maior número de espécies (Gause 1934; Begon *et al.* 2007; Ricklefs 2010; Townsend *et al.* 2010; Santos *et al.* 2013).

Os valores de sobreposição de nicho trófico par a par foram altos, provavelmente por analisar espécies de abelhas que ocorreram em períodos diferentes e que utilizaram os mesmos e mais abundantes tipos polínicos da área. Esses valores de sobreposição diferem dos observados em outros estudos com abelhas como Aguiar (2003), Aguiar & Santos (2007), Nogueira-Ferreira & Augusto (2007), Rech & Absy (2011), Aguiar *et al.* (2013) e Santos *et al.* (2013). Os dois primeiros autores consideraram a sobreposição de nicho trófico de baixa a moderada e atribuíram a possibilidade de coexistência na área aos fatores abióticos e ao grau de preferência alimentar das abelhas. A alta riqueza de espécies vegetais na ReBio União (Rodrigues 2004) permite a coexistência das espécies de abelhas mesmo com uma alta sobreposição dos seus nichos tróficos. Além disso, as abelhas apresentaram baixa sobreposição temporal o que está de acordo com o princípio da exclusão competitiva Gause (1934), que afirma que espécies semelhantes de uma mesma área devem diferir em pelo menos uma dimensão de seus nichos.

A maior sobreposição trófica entre espécies do mesmo subgênero era esperada devido à similaridade prevista para espécies com maior proximidade filogenética. Esta previsão foi observada em outros estudos, como Santos *et al.* (2013), que obtiveram maior sobreposição trófica entre duas espécies de *Megachile* (*Pseudocentron*). Entretanto, este padrão não foi observado no presente estudo, na qual *M. (C.) pseudanthidioides* apresentou maior sobreposição com *M. (P.)* sp, enquanto *M. (C.)* sp1 apresentou maior sobreposição com *C. paraguayensis*. No entanto, não é possível afirmar se esta diferenciação nos nichos das duas espécies filogeneticamente relacionadas indica o resultado de processos competitivos passados, como previsto pela teoria de nichos (Cooper 1992; Putman 1994; Begon *et al.* 2007; Ricklefs 2010). Porém, o estudo dos nichos destas espécies em outras regiões poderia ampliar esta discussão.

A sobreposição intraespecífica foi menor do que a interespecífica calculada par a par entre as espécies, com exceção para a comparação de *M.(P.)* sp1. com

M. (P.) nudiventris. Este padrão não era o esperado e difere de outros dados obtidos em literatura (Nagamitsu *et al.* 1999; Eltz *et al.* 2001; Biesmeijer & Slaa 2004; Santos *et al.* 2013). O resultado não esperado pode estar relacionado com a utilização diferencial de tipos polínicos complementares (que apareceram em baixas porcentagens de utilização) na dieta das espécies de abelhas. Esses tipos podem não ser os mais importantes para a espécie, mas podem ter porcentagens altas de utilização em determinados ninhos, diminuindo a sobreposição entre os indivíduos da mesma espécie. Esse padrão diferencial pode ser confirmado uma vez que as fêmeas de quatro espécies de Megachilidae não demonstraram alta fidelidade dos tipos polínicos nas diferentes estações do ano. *M. (P.) sp1* é a exceção e as fêmeas visitaram com alta fidelidade as mesmas espécies de plantas, mesmo em estações do ano distintas, confirmando uma provável oligolecia para esta espécie. Futuros estudos devem avaliar padrões de sobreposição de nicho trófico intraespecífico nas comunidades em diferentes regiões e períodos. A partir disso, tentar compreender a dinâmica da competição a fim de elucidar o padrão encontrado no presente estudo.

5.3 Uso de materiais de construção de ninhos

O uso de fragmentos vegetais aglutinados ou imbricados para a construção dos ninhos é amplamente observado em espécies da família (Michener 2000; Morato 2003; Gonçalves & Buschini 2009; Sabino & Antonini 2009). As fêmeas utilizam fragmentos de folhas, pétalas, lascas de madeira e fibras de algodão, que podem ser agregados à argila, areia e/ou resina, conforme observado neste estudo e relatado por vários autores conforme apresentado na tabela 10.

Tabela 10: Materiais utilizados na construção de ninhos de Megachilidae pertencentes à tribo Anthidiini e aos subgêneros de *Megachile* encontrados na ReBio União. Os números representam a quantidade de ninhos que possuíam o respectivo material; X representa presença do material, sem a indicação de frequência pelo autor. Ag= argila, Ar= areia, Pe= pétalas, Fo= folhas, Re=Resina, Lm= lascas de madeira; Pp=pedaços de papéis retirados das cartolinas de outros NA, Tr=tricomas, Pd= pedrinhas e Total=número de ninhos amostrados

Referência	Táxon estudado	Materiais utilizados										Total
		Ag	Ar	Pe	Fo	Re	Lm	Pp	Tr	Pd		
Presente estudo	<i>Carloticola paraguayensis</i>	10	2	12		12						12
Schwartz 2009	<i>Carloticola paraguayensis</i>	2	2		2	2						2
Schwartz 2009	<i>Epantidium tigrinum</i>		1			1						1
Schwartz 2009	<i>Hypanthidium foveolatum</i>	3				3						3
Camarotti-de-Lima & Martins 2005	<i>Anthodioctes lunatus</i>					10	1					10
Alves-dos-Santos 2004	<i>Anthodioctes megachiloides</i>		X			X	X	X				40
Morato 2001	<i>Anthodioctes moratoi</i>					X	X					61
Davidson 1895	<i>Anthidium</i>		X							X		
Müller 1996	<i>Anthidium</i>									X		
Müller et al. 1996	<i>Anthidium manicatum</i>	X	X		X	X				X	X	
Gibbs & Heffield 2009	<i>Anthidium manicatum</i>									X		
Payette 2001	<i>Anthidium</i>			X	X					X		
O'Brien et al. 2012	<i>Anthidium oblongatum</i>			X	X					X		
Mello 2012	<i>Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides</i>	X		X	X							
Mello 2012	<i>Megachile (Chrysosarus)</i>	X		X	X							
Presente estudo	<i>Megachile (Pseudocentron) nudiventris</i>				10							10
Presente estudo	<i>Megachile (Ptilosarus)</i>	14			14							14
Teixeira et al. 2011	<i>Megachile (Moureapis) benigna</i>	2		2	17							17
Costa et al. 2007	<i>Megachile (Chrysosarus) ruficornis</i>	147			147							147
Marques 2008	<i>Megachile (Melanosarus) nigripennis</i>				2	2						2

Tabela 10:continuação

Referência	Táxon estudado	Materiais utilizados										Total
		Ag	Ar	Pe	Fo	Re	Lm	Pp	Tr	Pd		
Marques 2008	<i>Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides</i>	2			2							2
Schwartz 2009	<i>Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides</i>	X	X		X							5
Schwartz 2009	<i>Megachile (Chrysosarus)</i>	X	X	X	X							6
Schwartz 2009	<i>Megachile (Austromegachile) facialis</i>				1							1
Schwartz 2009	<i>Megachile (Melanosarus) nigripennis</i>				22							22
Schwartz 2009	<i>Megachile (Moureapis) pseudopleuralis</i>				17							17
Schwartz 2009	<i>Megachile (Pseudocentron)</i>	2		X	X							7
Schwartz 2009	<i>Megachile (Ptilosarus)</i>				6							6

A utilização de resina, como observado neste trabalho para *C. paraguayensis*, é comum entre espécies da tribo Anthidiini. O potencial antimicrobiano e repelente de insetos destes compostos é uma estratégia de defesa (Ghisalberti, 1979). O transporte da resina por fêmeas de Megachilidae é feito na mandíbula (Roubik 1989), o que pode ser importante estratégia evolutiva, visto que elas carregam o pólen na escopa ventral, permitindo a coleta dos dois materiais (pólen e resina) na mesma viagem. O uso de *Dalechampia* como fonte de pólen por *C. paraguayensis* como descrito pelas análises polínicas do material do ninho, e possível fonte de resina otimiza as viagens de coleta destas abelhas, uma vez que a mesma planta fornece recursos para alimentação larval e construção do ninho.

Além da resina, utilizada para aglutinar os ninhos, outros materiais também podem ser utilizados por Anthidiini para a estruturação, tais como pedrinhas, lascas de madeira, fibras de plantas e tricomas (Fischer 1951; Krombein 1967; Roubik 1989; Müller *et al.* 1996; Michener 2000; Morato 2001; Alves-dos-Santos 2004; Camarotti-de-Lima & Martins 2005). Alguns autores identificam em Anthidiini dois grupos de espécies, as que utilizam resina na construção de seus ninhos, como *C. paraguayensis*, e as que utilizam fibras vegetais (Muller 1996;

Michener 2000). Um comportamento diferencial de *C. paraguayensis* foi o preenchimento da célula vestibular do ninho com botões de flores, o que pode ser uma estratégia contra o parasitismo. A utilização de células vestibulares foi descrita para outras espécies dessa tribo e os autores também explicaram esta estrutura como estratégia contra ataque de parasitas. Neste caso, um intruso ao entrar no ninho atingiria inicialmente esta célula e, não obtendo sucesso em encontrar uma larva ou alimento larval, possivelmente o abandonaria (Morato 2001; Alves-dos-Santos 2004). O preenchimento desta célula com botões florais não havia sido descrito anteriormente na literatura, podendo ser um caráter exclusivo de *C. paraguayensis*.

De maneira geral, os materiais utilizados por *Megachile* neste estudo já eram indicados na literatura para esse gênero (Laroca 1971; Laroca *et al.* 1987; Michener 2000; Morato 2003; Zillikens & Steiner 2004; Costa *et al.* 2007; Marques 2008; Gonçalves & Buschini 2009; Sabino & Antonini 2009). A utilização de argila deixando as folhas mais firmemente presas nos ninhos das duas espécies de *Megachile* (*Chrysosarus*), como descrito aqui, corrobora dados de outras espécies deste subgênero (Zillikens & Steiner 2004; Costa *et al.* 2007; Marques 2008). *M. (Ptilosarus)* sp1 também utilizou argila, demonstrando que a utilização deste material pode ser ampla para diferentes subgêneros. Nenhuma descrição de ninhos de *Megachile (Ptilosarus)* foi encontrada na literatura, impossibilitando comparações.

A maioria dos ninhos das espécies de *Megachile* (com exceção de *M. (P.) nudiventris*) apresenta um espaço entre o final do ninho construído pela abelha e a entrada do ninho-armadilha. O comportamento de não utilizar todo o espaço disponível do ninho-armadilha é provavelmente uma estratégia contra ataque de parasitas e já foi citado por Frolich & Parke (1983).

A série linear de células é comumente descrita para outras espécies da família (Alves-dos-Santos 2004; Camarotti-de-Lima & Martins 2005; Costa *et al.* 2007; Marques 2008). Esta disposição está relacionada à cavidade oferecida, que é sempre em formato linear. As espécies estudadas neste trabalho utilizaram diâmetros de 6mm a 18,1mm, compatíveis com o tamanho do corpo. As dimensões internas dos ninhos de *Carloticola paraguayensis* assemelham-se ao

descrito para espécies do gênero *Anthodioctes* da tribo Anthidiini (Morato 2001; Alves-dos-Santos 2004; Camarotti-de-Lima & Martins 2005). O número de células dos ninhos de *C. paraguayensis* é menor e de outras espécies da tribo, o que pode estar relacionado à ampla célula vestibular preenchida com botões florais, o que diminuiu o espaço para a construção de mais células (Morato 2001; Camarotti-de-Lima & Martins 2005).

As dimensões diâmetro e tamanho da célula dos ninhos das abelhas diferiram, provavelmente, relacionadas ao tamanho corporal das abelhas ou às condições da área. As espécies de *Megachile* (*Chrysosarus*) construíram ninhos com comprimento médio das células e dos ninhos maiores do que ninhos descritos para o mesmo subgênero, o que poderia estar relacionado às distintas condições climáticas (Zillikens & Steiner 2004) ou de disponibilidade de alimento (Marques 2008) encontradas nas áreas distintas. O comprimento médio das células de *M. (P.) nudiventris* foi semelhante ao de uma espécie do mesmo subgênero estudado por Schwartz (2009), sugerindo que o tamanho corporal pode ser o fator que influencia nas dimensões dos ninhos construídos pelas abelhas.

CONCLUSÕES

As abelhas Megachilidae coexistem na ReBio União diminuindo a competição interespecífica por recursos alimentares através da separação dos seus nichos temporais e utilizando diferentes proporções dos tipos polínicos para provisão das células de cria. A ReBio União é uma área bem preservada e importante para as abelhas, o que refletiu na alta robustez e aninhamento da rede de interações abelhas-plantas. A presença de espécies especialistas e provavelmente oligoléticas, como *M. (P.)* sp1 contribuem para estas características da rede de interações. Os resultados confirmam a importância das famílias Asteraceae e Fabaceae no alimento larval das abelhas Megachilidae e apontam outras famílias e espécies vegetais não registradas anteriormente.

As informações obtidas confirmaram a alta diversidade de materiais utilizados na construção dos ninhos e indicaram especificações, como o preenchimento da célula vestibular com botões florais por *C. paraguayensis*. Além

disso, foram evidenciadas pequenas alterações no padrão de construção dos ninhos e nos materiais utilizados para cada espécie variando entre áreas, estações e tamanho corporal das espécies de abelhas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINI, K. & SAZIMA, M. 2003. **Plantas ornamentais e seus recursos para abelhas no campus da Universidade Estadual de Campinas**, estado de São Paulo, Brasil. *Bragantia*, 62(3): 335-343.
- AGUIAR, C.M.L.; MARTINS, C.F. & MOURA, A.C.A. 1995. Recursos florais utilizados por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em área de caatinga (São José do Cariri, PB). *Revista Nordestina de Biologia*, 10: 101-117.
- AGUIAR, C.M.L.; SANTOS, G.M.M.; MARTINS, C.F. & PRESLEY, S.J. 2013. Trophic niche breadth and niche overlap in a guild of flower-visiting bees in a Brazilian dry forest. *Apidologie*, 44: 153-162.
- AGUIAR, C.M.L. & SANTOS, G.M.M. 2007. Compartilhamento de recursos florais por vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) e abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de Caatinga. *Neotropical Entomology*, 36: 836–842.
- AGUIAR, C.M.L. & ZANELLA, F.C.V. 2005. Estrutura da comunidade de abelhas (Hymenoptera: Apoidea: Apiformis) de uma área na margem do domínio da caatinga (Itatim, BA). *Neotropical Entomology*, 34 (1): 15-24.
- AGUIAR, C.M.L. 2003. Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de Caatinga (Itatim, Bahia, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia*, 20: 457–467.
- ALDRIDGE, G.; INOUE, D.W.; FORREST, J.R.K.; BARR, W.A. & MILLER-RUSHING, A.J. 2011. Emergence of a mid-season period of low floral resources in a montane meadow ecosystem associated with climate change. *Journal of Ecology*, 99: 905-913.
- ALLEN-WARDELL, G. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of crop yields. *Conservation Biology*, 12: 8-17.

- ALMEIDA, D. 2002. **Espécies de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e tipificação dos méis por elas produzidos em área de cerrado no município de Pirassununga, Estado de São Paulo**. Dissertação (Mestrado em Entomologia). Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba-SP, 103p.
- ALVES, R.M.O.; CARVALHO, C.A.L. & SOUZA, B.A. 2006. Espectro polínico de amostras de mel de *Melipona mandacaia* Smith, 1863 (Hymenoptera, Apidae). **Acta Scientiarum Biological Sciences**, 28: 65-70.
- ALVES-DOS-SANTOS, I. 1999. Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restingas e dunas do litoral norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, 43: 191-223.
- ALVES-DOS-SANTOS, I. 2004. Biologia de nidificação de *Anthodioctes megachiloides* Holmberg (Anthidiini, Megachilidae, Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia**, 21(4): 739-744.
- ARMBRUSTER, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **American Journal of Botanic**, 71(8): 1149-1160.
- ARRINGTON, D.A. & WINEMILLER, K.O. 2003. Diel changeover in sandbank fish assemblages in a neotropical floodplain river. **Journal of Fish Biology**, 63: 442-459.
- ASCHER, J. & PICKERING, J. 2014. **Bee species guide (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila)**. Disponível em: http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species. Acesso em 02 de agosto de 2014.
- ASSIS, J.M.F. & CAMILLO, E. 1997. Diversidade, sazonalidade e aspectos biológicos de vespas solitárias (Hymenoptera: Vespidae) em ninhos armadilhas na Região de Ituiutaba, MG. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, 26(2): 335-347.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & MELIÁN, C.J. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. 100 (16): 9383-9387.
- BASCOMPTE, J. 2006. Disentangling the web of life. **Science**. 325 (5939): 416-419.

- BARTH, O.M. 1989. **O pólen no mel brasileiro**. Rio de Janeiro: Gráfica Luxor, 150p.
- BATAGELJ, V. & MRVAR, A. 1998. **Pajek – Program for large network analysis**. University Of Ljubljana.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. 2007. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 752p.
- BIESMEIJER, J.C.; SLAA, E.J.; CASTRO, M.S.; VIANA, B.F.; KLEINERT, A.M.P. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2005. Connectance of brazilian social bee–food plant networks is influenced by habitat, but not by latitude, altitude or network size. **Biota Neotropica**, 5: 1-8.
- BIESMEIJER, J.C. & SLAA, E.J. 2004. Information flow and organization of stingless bee foraging. **Apidologie**, 35: 143-157.
- BLOCHTEIN, B. & MARQUES, B.H. 2003. Himenópteros. Em: **Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul** (FONTANA, C.S.; GLAYSON, A.B. & REIS, R.B.). EDIPUCRS, Porto Alegre. 95-109.
- BOSCH, J.; GONZÁLEZ, A.M.M.; RODRIGO, A. & NAVARRO, D. 2009. Plant-pollinator networks: adding the pollinators perspective. **Ecology Letters**, 12(1): 11p.
- BUCHMANN, S. & ASCHER, J.S. 2005. The plight of pollinating bees. **Bee World**, 86: 71-74.
- BUSCHINI, M.L.T.; RIGON, J. & CORDEIRO, J. 2009. Plants used by *Megachile (Moureapis)* sp. (Hymenoptera: Megachilidae) in the provisioning of their nests. **Brazilian Journal of Biology**, 69(4): 1187-1194.
- CAMAROTTI-DE-LIMA, M.F & MARTINS, C.F. 2005. Biologia de nidificação e aspectos ecológicos de *Anthodioctes lunatus* (Smith) (Hymenoptera: Megachilidae, Anthidiini) em área de tabuleiro nordestino, PB. **Neotropical Entomology**, 34(3): 375-380.
- CAMPBELL, N.E. 1996. **Biology**. 4. Ed. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, 1060-1092p.

- CANE, J.H. 2006. An evaluation of pollination mechanisms for purple prairie-clover, *Dalea purpurea* (Fabaceae: Amorphaeae). **American Midland Naturalist**, 156: 193-197.
- CANE, J.H. 2008. Pollinating bees crucial to farming wildflower seed of U.S. habitat restoration. In: James, R. & Pitts-Singer, T.L. (ed.). **Bee Pollination in Agricultural Ecosystems**, 105-123p. New York: Oxford University Press, 232p.
- CANE, J.H. & SIPES, S. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In: Waser, N.M. & Ollerton, J. (ed.) **Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago: The University of Chicago Press, 99–122p.
- CANE, J.H.; MINCKLEY, R.L.; KERVIN, L.J.; ROULSTON, T.H. & WILLIAMS, N.M. 2006. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. **Ecological Applications**, 16: 632-644.
- CARVALHO, C.A.L. & MARCHINI, L.C. 1999. Plantas visitadas por *Apis mellifera* L. no vale do rio Paraguaçu, Município de Castro Alves, Bahia. **Revista Brasileira de Botânica**, 22(2): 333-338.
- CARVALHO, C.A.L.; MORETI, A.C.C.C.; MARCHINI, L.C.; ALVES, R.M.O. & OLIVEIRA P.C.F. 2001. Pollen spectrum of samples of urucu bee (*Melipona scutellaris* Latreille, 1881) honey. **Revista Brasileira de Biologia**, 61: 63-67.
- CARVALHO, F.A.; NASCIMENTO, M.T. & OLIVEIRA FILHO, A.T. 2008. Composição, riqueza e heterogeneidade da flora arbórea da bacia do rio São João, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 22(4): 929-940.
- CASTRO-ARELLANO, I.; LACHER JR., T.E.; WILLI, M.R. & RANGEL, T.F. 2010. Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. **Method. Ecology and Evolution**, 1: 311–318.
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31: 343-366.
- COOPER, D.E. 1992. The idea of environment. In: Cooper, D.E. & Palmer, J.A. **The environment in question: Ethics and global issues**. London: Routledge, 97p.

- 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): 546-556.
- COSTA, L.F.; RODRIGUES, F.A.; TRAVIESO, G. & VILLAS BOAS, P.R. 2007. Characterization of complex networks: a survey of measurements. **Advances in Physics**, 56: 167-242.
- CURE, J.R.; THIENGO, M.; SILVEIRA, F.A. & ROCHA, L.B. 1992. Levantamento da fauna de abelhas silvestres na “Zona da Mata” de Minas Gerais. III. Mata secundária na região de Viçosa (Hymenoptera, Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia**, 9(3/4): 223-239.
- DAFNI, A. 1992. **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford: Oxford University Press, 250p.
- DEPRÁ, M.S. 2009. **Guilda de abelhas e vespas (Hymenoptera, Insecta) que nidificam em ninhos-armadilha na Reserva Biológica União, RJ**. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes-RJ. 41p.
- DE-SOUZA, R.C. 2012. **Efeito da serapilheira sobre a dinâmica de nutrientes em plantios de eucalipto em regeneração natural de Mata Atlântica**. Tese defendida (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes-RJ, 215p.
- DÓREA, M.C.; SANTOS, F.A.R.; LIMA, L.C.L.E. & FIGUEROA, L.E.R. 2009. Análise polínica do resíduo pós-emergência de ninhos de *Centris tarsata* Smith (Hymenoptera: Apidae, Centridini). **Neotropical Entomology**, 38(2): 197-202.
- DUPONT, Y.L.; HANSEN, D.M.; VALIDO, A. & OLESEN, J.M. 2004. Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife. **Biological Conservation**, 118: 301-311.

- EBELING, A.; KLEIN, A.M.; SCHUMACHER, J.; WEISSER, W.W. & TSCHARNTKE, T. 2008. How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? **Oikos**, 117: 1808-1815.
- ECKHARD, T.M.; HAIDER, M.; DORN, S. & MÜLLER, A. 2014. Pollen mixing in pollen generalist solitary bees: a strategy to complement or mitigate unfavorable pollen properties? **Journal of Animal Ecology**, 83(3): 588-597.
- ELTZ, T.; BRUHL, C.A.; VAN DER KAARS, S.; CHEY, V.K. & LINSENMAIR, K.E. 2001. Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation to flowering dynamics in a Southeast Asian tropical rainforest. **Insects Sociaux**, 48: 273-279.
- EMLEN, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. **The American Naturalist**, 100: 611-617.
- ENDRESS, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press, 511p.
- ERDTMAN, G. 1960. The acetolized method. A revised description. **Svensk Botanisk Tidskrift**, 54: 561-564.
- ERDTMAN, G. 1952. **Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms**. Waltham: Chronica Botanica Co, 539p.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. New York: Pergamon, 20p.
- FARIA, L.B. 2014. **Nicho trófico de abelhas coletoras de óleo das tribos Centridini e Tetrapediini (Hymenoptera, Apidae) em diferentes escalas biológicas**. Dissertação (Instituto de Biociências). Universidade de São Paulo, São Paulo-SP, 95p.
- FERREIRA, M.G.; MANENTE-BALESTIERI, F.C.D. & BALESTI, J.B.P. 2010. Pólen coletado por *Scaptotrigona depilis* (Moure) (Hymenoptera, Meliponini), na região de Dourados, Mato Grosso do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, 54(2): 258-262.
- FISHER, R.A. 1951. **The design of experiments**. Edinburgh London: Oliver and Boyd, 224p.
- FLEMING, T.H. & PATRIDGE, B.L. 1984. On the analysis of phenological overlap. **Oecologia**, 62: 344-350.

- FRASER, D.F.; GILLIAM, G.F.; AKKARA, J.T.; ALBANESE, B.W. & SNIDER, S.B. 2004. Night feeding by guppies under predator release: effects on growth and daytime courtship. **Ecology**, 85: 312-319.
- FROLICH, D.R. & PARKE, F.D. 1983. Nest building behavior and development of the sunflower leafcutter bee: *Eumegachile (Sayapis) pugnata* (Say) (Hymenoptera: Megachilidae). **Psyche**, 90: 193-209.
- GARÓFALO, C.A.; MARTINS, C.F. & ALVES-DOS-SANTOS, I. 2004. The Brazilian solitary bee species caught in trap nest, 77-84. In: Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination. Imprensa Universitária. Fortaleza, Ceará, 285p.
- GARÓFALO, C.A. 2000. Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) que utilizam ninhos-armadilha em fragmentos de matas do Estado de São Paulo. **Anais do Encontro sobre Abelhas**, Ribeirão Preto-SP, 4: 121-128.
- GAUSE, G.F. 1934. **The struggle for existence**. Baltimore: Williams & Wilkins, 160p.
- GHISALBERTI, E.L. 1979. Própolis: a review. **Bee World**, 60: 59-84.
- GIBBS, P.E. & LEITÃO FILHO, H.F. 1978. Floristic composition of an area on gallery forest, near Mogiguaçu, State of São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 1(2): 151-156.
- GILLER, P.S. 1984. **Community structure and the niche**. London: Chapman and Hall, 176p.
- GONÇALVES, L. & BUSCHINI, M.L.T. 2009. **Biologia de nidificação de *Megachile (Moureapis)* sp. (Hymenoptera: Megachilidae) em ninhos - armadilhas no Parque Municipal das Araucárias, Guarapuava – PR**, 1-3p. In: IX Congresso de Ecologia do Brasil. São Lourenço, MG, Brasil.
- GONÇALVES, A.F. & ZANELLA, F.C.V. 2003. Ciclos de nidificação de abelhas e vespas solitárias que utilizam cavidades preexistentes no semi-árido paraibano. **Anais do Congresso de Ecologia do Brasil**, 6: 322-324.
- GORDON, C.E. 2000. The coexistence of species. **Revista Chilena de Historia Natural**, 73(1): 175-198.
- GOTELLI, N.J. & GRAVES, G.R. 1996. **Null Models in Ecology**. Washington: Smithsonian Institution Press.

- GRAHAM, L. & JONES, K.N. 1996. Resource partitioning and per-flower foraging efficiency in two bumble bee species. **American Midland Naturalist**, 136: 401-406.
- GRIMBACHER, P.S. & STORK, N.E. 2007. Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. **Austral Ecology**, 32: 77-85.
- GUIMARÃES, P.R. & GUIMARÃES JR. P.R. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environments Modelling Software**, 21:1512-1513.
- HAIDER, M.; DORN, S.; SEDIVY, C. & MÜLLER, A. 2014. Intra- and interpopulational variation in the ability of a solitary bee species to develop on non-host pollen: implications for host range expansion. **Functional Ecology**, 27: 255-263.
- HAMMER, Q.; HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. **Paleontologia Electronica**, 4(1): 9p.
- HEITHAUS, E.R. 1979a. Community structure of Neotropical flower visiting bees and wasps: Diversity and phenology. **Ecology**, 60: 190-202.
- HEITHAUS, E.R. 1979b. Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal Neotropical habitats. **Oecologia**, 42: 179-194.
- HERRERA, C.M. 1996 Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A devil's advocate approach. Em: LLOYD, D.G. & BARRETT, S.C.H. 1996. **Floral Biology: Studies on floral evolution**. Chapman & Hall, 65-87p.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. **The ants**. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 732p.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Population studies – animal ecology and demography – concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, 22: 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **American Naturalist**, 93: 145-159.

- IBAMA, 2007. **Plano de Recuperação dos Eucaliptais da Reserva Biológica União**. Rio das Ostras: Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. 141p.
- JOHNSON, R.A. 1986. Intraspecific resource partitioning in the bumblebees *Bombus ternaries* and *B. pennsylvanicus*. **Ecology**, 67: 133-138.
- JONES, G.D. & JONES, S.D. 2001. The uses of pollen and its implication for entomology. **Neotropical Entomology**, 30: 341-350.
- KEARNS, C.A.; INOUE, D.W. & WASER, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, 29: 83-112.
- KLEIN, A.M.; STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2004. Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. **Journal of Animal Ecology**, 73: 517-525.
- KLEINERT-GIOVANNINI, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1987. Aspects of the trophic niche of *Melipona marginata marginata* Lepeletier (Apidae, Meliponinae). **Apidologie**, 18: 69-100.
- KRISHNA, A.; GUIMARÃES JR., P.R.; JORDANO, P. & BASCOMPTE, J. 2008. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. **Oikos**, 117: 1609-1618.
- KROMBEIN, K.V. 1967. **Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates**. Washington: Smithsonian Institution Press, 570p.
- KRONFELD-SCHOR, N. & DAYAN, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 34: 153-181.
- LAROCA, S. 1995. **Ecologia: princípios e métodos**. Petrópolis: Vozes. 197p.
- LAROCA, S.; SCHWARTZ FILHO, D.L. & ZANELLA, F.C.V. 1987. Ninho de *Austromegachile habilis* e notas sobre a diversidade de *Megachile* (Apoidea, Megachilidae) em biótopos neotropicais. **Acta Biologica Paranaense**, 16: 93-105.
- LAROCA, S. 1971. Notas sobre a nidificação de *Chrysosarus tapytensis* Mitchell (Hymenoptera, Apoidea). **Boletim da Universidade Federal Paraná-Zoologia**, 4(8): 39-44.

- LEITÃO FILHO, H.F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas de estado de São Paulo. **Silvicultura em São Paulo**, 16(1): 197-206.
- LEWINSOHN, T.M. & PRADO, I. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. Campinas. São Paulo. **OIKOS**, 113(1): 174-184.
- LITMAN, J.R.; DANFORTH, B.N.; EARDLEY, C.D. & PRAZ, C.J. 2011. Why do leafcutter bees cut leaves? New insights into the early evolution of bees. **Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences**, 278: 3593-3600.
- LOREAU, M. 1992. Time scale of resource dynamics and coexistence through time partitioning. **Theoretical Population Biology**, 41: 401-412.
- MADER, E.; SPIVAK, M. & EVANS, E. 2010. **Managing Alternative Pollinators: A Handbook for Beekeepers, Growers, and Conservationists**. SARE Handbook 11, NRAES-186. SARE and NRAES. New York: Ithaca, 162p.
- MARQUES, M.F. 2008. **Arquitetura de ninhos de abelhas e vespas solitárias (Insecta, Hymenoptera) em remanescentes de mata de tabuleiro, RJ**. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes-RJ, 60p.
- MARTINS, C.F. 1994. Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) da caatinga e do cerrado com elementos de campo rupestre do estado da Bahia, Brasil. **Revista Nordestina de Biologia**, 9(2): 225-257.
- MELLO, 2012. **Diversidade de espécies de Megachilidae (Hymenoptera, Apoidea) e aspectos da nidificação de Megachile (Chrysosarus) Mitchell em ninhos-armadilha na Reserva Biológica União – RJ**. Monografia (Graduação em bacharelado em Ciências Biológicas). Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes-RJ, 41p.
- MEMMOTT, J.; CRAZE, P.G.; WASER, N.M. & PRINCE, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. **Ecology Letters**, 10: 710-717p.
- MEMMOTT, J. 1999. The structure of a plan/pollinator food web. **Ecology Letters**, 2: 276-280.

- MICHENER, C.D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 913p.
- MILESI, F.A. & CASENAVE, J.L. 2005. El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. **Ecología Austral**, 15: 131-148.
- MORATO, E.F. 2004. **Efeitos da sucessão florestal sobre a nidificação de vespas e abelhas solitárias**. Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte-MG, 266p.
- MORATO, E.F. 2003. Biología de *Megachile (Austromegachile) orbiculata* Mitchell (Hymenoptera, Megachilidae) em matas contínuas e fragmentos na Amazônia Central. In: Melo, G.A.R. & Alves-dos-Santos, I. (ed.). **Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure**, 57-162p. Criciúma: UNESC. 320p.
- MORATO, E.F. 2001. Biología e ecología de *Anthodioctes moratoi* Urban (Hymenoptera, Megachilidae, Anthidiini) em matas contínuas e fragmentos na Amazônia Central, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 18: 729-736.
- MORETI, A.C.C.C.; ANACLETO, D.A.; ÁVILA, M.de; VIEIRA, G.H.C. & MARCHINI, L.C. 2006. Abelhas visitantes em vegetação de diferentes áreas remanescentes de cerrado. **Magistra**, 18 (4): 229-248.
- MORETI, A.C.C.C.; CARVALHO, C.A.L. & MARCHINI, L.C. 2000. Pollen spectrum of samples of *Apis mellifera* L., honey collected in Bahia State. Brazil. **Bragantia**, 59: 01-06.
- MÜLLER, A. & KUHLMANN, M. 2008. Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. **Biological Journal of the Linnean Society**, 95: 719-733.
- MÜLLER, A.; TÖPFL, W. & AMIET, F. 1996. Collection of extrafloral trichome secretions for nest wool impregnation in the solitary bee *Anthidium manicatum*. **Naturwissenschaften**, 83: 230-232.
- MÜLLER, A. 1996. Host-plant specialization in western palearctic Anthidiine bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). **Ecological Monographs**, 66(2): 235-257.

- MURRAY, T.E.; KUHLMANN, M. & POTTS, S.G. 2009. Conservation ecology of bees: populations, species and communities. **Apidologie**, 40: 211-236.
- NAGAMITSU, T.; MOMOSE, K.; INOUE, T. & ROUBIK, D.W. 1999. Preference in flower visits and partitioning in pollen diets of stingless bees in an Asian tropical rain forest. **Researches on Population Ecology**, 41: 195-202.
- NOGUEIRA, E.M.L. & VAZ de ARRUDA, L. 2006. Fenologia reprodutiva, polinização e sistema reprodutivo de *Sophora tomentosa* L. (Leguminosae-Papilionoideae) em restinga da praia da Joaquina, Florianópolis, sul do Brasil. **Biotemas**, 19(2): 29-36.
- NOGUEIRA-FERREIRA, F.H. & AUGUSTO, S.C. 2007. Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eussociais em uma área de cerrado. **Bioscience Journal**, 23: 45–51.
- NOGUEIRA-NETO, P; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; VIANA, B.F. & CASTRO, M.S.1986. **Biologia e Manejo das abelhas sem ferrão**. São Paulo, SP. Tecnapis, 54p.
- NORTHFIELD, T.D.; SNYDER, G.B.; IVES, A.R. & SNYDER, W.E. 2010. Niche saturation reveals resource partitioning among consumers. **Ecology Letters**, 13: 338-348.
- O'NEILL, R.P. & O'NEILL, K.M. 2011. Pollen load composition and size in the leafcutting bee *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). **Apidologie**, 42: 223-233.
- ORTIZ, P.L. 1994. The Cistaceae as food resources for honey bees in SW Spain. **Journal of Apiculture Research**, 33: 136-144.
- PEARCE, A.M.; O'NEILL, K.M.; MILLER, R.S. & BLODGETT, S. 2012. Diversity of Flower-visiting Bees and their Pollen Loads on a Wildflower Seed Farm in Montana. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 85(2): 97-108.
- PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; DUBUIS, A. & GUIBAN, A. 2010. Spatial pattern of floral morphology: possible insight into the effects of pollinators on plant distributions. **Oikos**, 119: 1805-1813.
- PIANKA, E.R. 1994. **Evolutionary ecology**. 5 ed. New York: Harper Collins College Publishers, 486p.

- PIANKA, E.R. 1983. **Evolutionary ecology**. 3 ed. New York: Harper & Row, 356p.
- PIANKA, E.R. 1975. Niche relations of desert lizards, In: M. Cody & Diamond, J.M. (ed). **Ecology and evolution of communities**, 292-314p. Cambridge: Harvard University Press, 560p.
- PIANKA, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. **Proceedings of the National Academy of Science of USA**, 71(5): 2141-2145.
- PINHEIRO, M. & SCHLINDWEIN, C. 1998. A câmara nectarífera de *Ipomoea cairica* (L.) Sweet (Convolvulaceae) e abelhas de glossa longa como polinizadores eficientes. *Iheringia Série Botânica*, 51(1): 3-16.
- PINHEIRO-MACHADO, C.; ALVES-DOS-SANTOS, I.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; KLEINERT, A.M.P. & SILVEIRA, F.A. 2002. Brazilian bee surveys: state of knowledge, conservation and sustainable use. In: Kevan, P. & Imperatriz-Fonseca, V.L. (ed.). **Pollinating bees - The conservation link between agriculture and nature**, 115-129p. Brasília: Ministry of Environment, 313p.
- PITTS-SINGER & CANE, 2011. The Alfalfa Leafcutting Bee, *Megachile rotundata*: The World's Most Intensively Managed Solitary Bee. **Annual Review of Entomology**, 56:221-237.
- PRAZ, C.J.; MÜLLER, A. & DORN, S. 2008. Specialized bees fail to develop on non-host pollen: do plants chemically protect their pollen? **Ecology**, 89: 795-804.
- PRESLEY, S.J.; WILLIG, M.R.; CASTRO-ARELLANO, I. & WEAVER, S.C. 2009. Effects on habitat conversion on temporal activity patterns of phyllostomid bats in lowland Amazonian rainforest. **Journal of Mammalogy**, 90: 210–221.
- PYKE, G.H. 1982. Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. **Ecology**, 63: 555-573.
- PUTMAN, R. 1994. **Community Ecology**. London: Chapman & Hall, 178p.
- RAMALHO, M.; SILVA, M.D. & CARVALHO, C.A.L. 2007. Dinâmica de uso de fontes de pólen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise comparativa com *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), no Domínio Tropical Atlântico. **Neotropical Entomology**, 36: 38-45.

- RAMALHO, M. 1990. Foraging by stingless bees of the genus, *Scaptotrigona* (Apidae, Meliponinae). **Journal of Apicultural Research**, 29: 61-67.
- RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1990. Important bee plants for stingless bees (*Melipona* e Trigonini) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. **Apidologie**, 21: 469-488.
- RAW, A. 2004. **Leafcutter and Meason Bees: a Biological Catalogue of the Genus *Megachile* of the Neotropics**. Bahia: Departamento de Ciências Biológicas–Universidade Estadual de Santa Cruz, 97p.
- RECH, A.R. & ABSY, M.L. 2011. Pollen storages in nests of bees of the genera *Partamona*, *Scaura* and *Trigona* (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 55(3): 361-372.
- REIS, A.L.N. 2006. **Abelhas e vespas (Hymenoptera) em ninhos-armadilha na restinga de Iquipari (São João da Barra, RJ)**. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes-RJ, 42p.
- RICHARDS, K.W. & EDWARDS, P.D. 1988. Density, diversity, and efficiency of pollinators of sainfoin, *Onobrychis viciaefolia* Scop. **Canadian Entomologist**, 120: 1085-1100.
- RICKLEFS, R.E. 2010. **A economia da natureza**. 5 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S.A.
- RODRIGUES, P.J.F.P. 2004. **A fragmentação da Reserva Biológica União e os efeitos na Mata Atlântica fragmentada**. Tese (Doutorado em Biociências e Biotecnologia-Ciências Ambientais). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes-RJ, 136p.
- ROUBIK, D.W. 1989. Nesting and reproductive biology. In: ROUBIK, D.W. (ed.) **Ecology and Natural History of Tropical Bees**, 199-206p. Cambridge: University Press, 514p.
- ROUBIK, D.W. 1992. **Ecology and Natural History of Tropical Bees**. Cambridge: Cambridge University Press, 514p.
- SABINO, W. & ANTONINI, Y. 2009. Predominância de *Megachile (Moureapis) anthidioides* Radoschowsky, 1874 (Hymenoptera: Megachilidae) em ninhos -

armadilha no Parque Estadual do Itacolomi, Ouro Preto, Minas Gerais. **Anais do III Congresso Latino Americano de Ecologia**, São Lourenço-MG, 1-2p.

- SANTOS, A.A. 2011. **Nidificação de abelhas e vespas solitárias e biologia reprodutiva de *Megachile dentipes* Vachal (Hymenoptera, Megachilidae) em ninhos-armadilha**. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Zoologia). Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa-PB, 95p.
- SANTOS, G.M.M.; AGUIAR, C.M.L. & MELLO, M.A.R. 2010. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. **Apidologie**, 41: 466-475.
- SANTOS, G.M.M.; CARVALHO, C.A.L.; AGUIAR, C.M.L.; MACÊDO, L.S.S.R. & MELLO, M.A.R. 2013. Overlap in trophic and temporal niches in the flower-visiting bee guild (Hymenoptera, Apoidea) of a tropical dry forest. **Apidologie**, 44:64-74.
- SCHLINDWEIN, C. 2004. Are oligolectic bees always the most effective pollinators? In: Freitas, B.M. & Pereira, J.O.P. (ed.). **Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination**, 231-240p. Fortaleza: Imprensa Universitária, 285p.
- SCHOENER, T.W. 1974a. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, 185: 27-39.
- SCHOENER, T.W. 1974b. The compression hypothesis and temporal resource partitioning. **Proceedings National Academy of Sciences of the United States of America**, 71: 4169-4172.
- SCHWARTZ, T.A.C. 2009. **Arquitetura de ninhos de abelhas Megachilidae (Insecta: Hymenoptera) em fragmentos florestais de Mata Atlântica no norte-noroeste do estado do Rio de Janeiro**. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes-RJ, 37p.
- SIERRA, C.I.A. & PARDO, A.H.S. 2009. Abejas visitantes de *Mimosa pigra* L. (Mimosaceae): comportamiento de pecoreo y cargas polínicas. **Acta Biológica Colombiana**, 14(1): 109-120.

- SILVA, C.I.; BALLESTEROS, P.L.O.; PALMERO, M.A.; BAUERMANN, S.G.; EVALDT, A.C.P. & OLIVEIRA, P.E. 2010. **Catálogo Polínico: palinologia aplicada em estudos de conservação de abelhas do gênero *Xylocopa* no Triângulo Mineiro**. Uberlândia: EDUFU, 154p.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. **Oecologia**, 122: 288-296.
- TEIXEIRA, F.M.; SCHWARTZ, T.A.C. & GAGLIANONE, M.C. 2011. Biologia de nidificação de *Megachile (Moureapis) benigna* Mitchell. **EntomoBrasilis**, 4(3): 92-99.
- TOKESHI, M. 1986. Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. **Journal of Animal Ecology**, 55: 491-506.
- TOWNSEND, C.R., BEGON, M., HARPER, J.L. 2010. **Fundamentos em ecologia**. Porto Alegre: Artmed.
- TSCHARNTKE, T.; GATHMANN, A. & DEWENTER, I.S. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. London. **Journal of Applied Ecology**, 35: 708-719.
- VIANA, F.B.; KLEINERT, A.deM.P. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1997. Abundance and flower visits of bees in a cerrado of Bahia, Tropical Brazil. **Studies of Neotropical Fauna and Environment**, 32: 212-219.
- VICKRUCK, J.L. & RICHARDS, M.H. 2012. Niche partitioning based on nest site selection in the small carpenter bees *Ceratina mikmaqi* and *C. calcarata*. **Animal Behaviour**, 83: 1083-1089.
- VIEIRA, G.H.C.; MARCHINI, L.C.; SOUZA, B.A. & MORETI, A.C.C.C. 2008. Fontes florais usadas por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em área de cerrado no município de Cassilândia, Mato Grosso do Sul, Brasil. **Ciência e Agrotecnologia**, 32(5): 1454-1460.
- VITT, L.J. 2000. Ecological consequences of body size in neonatal and small-bodied lizards in the neotropics. **Herpetological Monographs**, 14: 338-400.

- WASER, N.M.; CHITTKA, L.; PRICE, M.V.; WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecological Society of America**, 77: 1043-1060.
- WINEMILLER, K.O. & PIANKA, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. **Ecological Monographs**, 60: 27-55.
- ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. 4. edition. Prentice-Hall, Inc. New Jersey.
- ZILLIKENS, A. & STEINER, J. 2004. Nest architecture, life cycle and cleptoparasite of the neotropical leaf-cutting bee *Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides* Moure (Hymenoptera: Megachilidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, 77: 193-202.
- ZURBUCHEN, A.; LANDERT, L.; KLAIBER, J.; MÜLLER, A.; HEIN, S. & DORN, S. 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. **Biological Conservation**, 143: 669-676.