

ECOLOGIA DA NIDIFICAÇÃO E FONTES DE RECURSOS FLORAIS
UTILIZADAS POR *Epicharis (Epicharis) flava* Friese, 1900
(Hymenoptera, Apinae)

BEATRIZ TORRES E RIBEIRO

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE – UENF
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

SETEMBRO, 2024

ECOLOGIA DA NIDIFICAÇÃO E FONTES DE RECURSOS FLORAIS
UTILIZADAS POR *Epicharis (Epicharis) flava* Friese, 1900
(Hymenoptera, Apinae)

BEATRIZ TORRES E RIBEIRO

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

Orientadora: Profa. Dra. Maria Cristina Gaglianone

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE – UENF
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
SETEMBRO, 2024

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

R484

Ribeiro, Beatriz Torres e.

ECOLOGIA DA NIDIFICAÇÃO E FONTES DE RECURSOS FLORAIS UTILIZADAS POR *Epicharis* (*Epicharis*) *flava* Friese, 1900 (Hymenoptera, Apinae) / Beatriz Torres e Ribeiro. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2024.

130 f. : il.

Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2024.

Orientadora: Maria Cristina Gaglianone.

1. abelha coletora de óleo floral. 2. Epicharitini. 3. arquitetura de ninhos. 4. fenologia da nidificação. 5. entomopalinologia. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

ECOLOGIA DA NIDIFICAÇÃO E FONTES DE RECURSOS FLORAIS
UTILIZADAS POR *Epicharis (Epicharis) flava* Friese, 1900
(Hymenoptera, Apinae)


BEATRIZ TORRES E RIBEIRO

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


Aprovado em: 30/09/2024.

Isabel A. Santos


Isabel Alves dos Santos (Dra. em Ciências Naturais) – USP

Documento assinado digitalmente
 VANIA GONCALVES LOURENCO ESTEVES
Data: 19/11/2024 10:15:04-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Vânia Gonçalves Lourenço Esteves (Dra. em Ciências Biológicas/Botânica) – UFRJ

Documento assinado digitalmente
 HUGO DE AZEVEDO WERNECK
Data: 19/11/2024 14:30:20-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Hugo de Azevedo Werneck (Dr. em Biologia Celular e Estrutural) – UFV

Documento assinado digitalmente
 MARIA CRISTINA GAGLIANONE
Data: 18/11/2024 16:33:22-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Maria Cristina Gaglianone (Dra. em Entomologia) - UENF



Governo do Estado do Rio de Janeiro
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação

DECLARAÇÃO

“Declaro que a versão final da dissertação de Beatriz Torres e Ribeiro, no nível de Mestrado, intitulada "ECOLOGIA DA NIDIFICAÇÃO E FONTES DE RECURSOS FLORAIS UTILIZADAS POR *Epicharis (Epicharis) flava* Friese, 1900 (Hymenoptera, Apinae)" foi aprovada pelo membro da banca, Dr^a Isabel Alves dos Santos, impossibilitada de assinar o documento”.

Campos dos Goytacazes, 12 dezembro de 2024

Maria Cristina Gaglianone
Coordenadora do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais
ID - 641516-4



Documento assinado eletronicamente por **Maria Cristina Gaglianone, Coordenadora**, em 12/12/2024, às 11:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento nos art. 28º e 29º do [Decreto nº 48.209, de 19 de setembro de 2022](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site http://sei.rj.gov.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=6, informando o código verificador **89324713** e o código CRC **A25741CD**.

Referência: Processo nº SEI-260009/000288/2024

SEI nº 89324713

Avenida Alberto Lamego, 2000, - Bairro Pq. Califórnia, Campos dos Goytacazes/RJ, CEP 28013-602
Telefone: - www.uenf.br

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), ao Centro de Biociências e Biotecnologia (CBB), ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN), ao Laboratório de Ciências Ambientais (LCA), à Assessoria de Transportes da UENF (ASTRAN) e ao Setor de Ecologia Experimental (UENF/CBB/LCA) pela oportunidade e pelo apoio logístico no desenvolvimento deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 – pela concessão da bolsa de Mestrado. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) pelo financiamento desta pesquisa.

À minha professora e orientadora, Dra. Maria Cristina Gaglianone, pela orientação em mais um nível acadêmico, pela confiança depositada e pela parceria construída ao longo destes anos. Agradeço especialmente por me proporcionar a oportunidade de trabalhar e aprender com as abelhas *Epicharis*, que não só serviram como objeto de estudo, mas também me despertaram grande afeto.

Aos membros da banca, Dra. Isabel Alves dos Santos, Dra. Vânia Gonçalves Lourenço Esteves e Dr. Hugo de Azevedo Werneck, e aos suplentes, Dra. Silvia Helena Sofia e Dr. Carlos Ramón Ruiz Miranda, pelo aceite em avaliar este trabalho e pelas contribuições para a melhoria deste documento.

À comunidade residente na área deste estudo pela receptividade e confiança, que foram essenciais para o desenvolvimento pleno das atividades de campo deste estudo.

Aos meus colegas do Grupo de Pesquisa e Extensão em Ecologia de Abelhas e Polinização (GPEAP) pelos ensinamentos e pelo apoio no desenvolvimento desta pesquisa. Em especial, agradeço:

À botânica e palinóloga Dra. Vanessa Ribeiro Matos, por me ensinar e assegurar o uso adequado ferramenta da palinologia, além de me acompanhar em todos os processos metodológicos e de realizar a identificação taxonômica dos tipos polínicos encontrados neste estudo;

À ecóloga Dra. Marcelita França Marques, pela identificação taxonômica dos insetos inimigos naturais e experiência compartilhada ao longo do desenvolvimento deste estudo;

À ecóloga Dra. Anna Pazini Hautequestt, pela revisão deste documento, experiência compartilhada ao longo do desenvolvimento deste estudo e pelo encorajamento ao afirmar que tudo daria certo;

Aos integrantes e ex-integrantes do GPEAP que me auxiliaram em atividades de campo ou laboratoriais ao longo deste estudo: Bruna Rodine, David Dutra, Geovana Nascimento, Ingrid Monzato, Jennyfer Ribeiro, Jociane França, Jéssica Moraes, Layla Pessanha, Luiza Lopes, Marcelita Marques, Nathália Monnerat, Ramon Rodrigues e Vanessa Matos.

À minha analista, Elaine Siqueira, por ter me proporcionado um espaço seguro para explorar interseções entre os desafios pessoais e acadêmicos que emergiram ao longo do curso de mestrado e desenvolvimento deste estudo.

Ao meu parceiro, Pedro Vianna Gatts, que através da presença, amizade, amor e paciência, me proporcionou grande suporte.

Aos amigos Carina Ferreira, Elídio Alves, Gabriel Maravilha, José Lucas Lírio, Lucas Reis, Luiza Lopes, Mayarha Nascimento e Victor Quintas, pelo apoio constante, pelas conversas e pelos momentos de descontração nos períodos difíceis.

À minha família, agradeço por compreenderem a distância e por continuarem a apoiar as minhas escolhas. A vocês, dedico esta conquista e a transformação que ela representa.

“We work in the dark - we do what we can - we give what we have. Our doubt is our passion, and our passion is our task. The rest is the madness of art.”

Henry James

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1.1. Cobertura e uso da terra (Souza <i>et al.</i> , 2020; MapBiomas, 2022) da área de estudo com indicação da localização da agregação de ninhos de <i>Epicharis flava</i>	22
Figura 1.2 Dados da estação meteorológica A607 (INMET, 2024): (A) Precipitação total e (B) temperaturas mínimas e máximas registradas no período de agosto de 2022 a julho de 2024 no município de Campos dos Goytacazes, RJ.	23
Figura 1.3 Área de agregação de ninhos de <i>Epicharis flava</i> , com setas indicando o barranco onde a agregação foi estabelecida.....	24
Figura 1.4 Distribuição espacial de entradas de ninhos de <i>Epicharis flava</i> em seis unidades amostrais (UA) estabelecidas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ.....	31
Figura 1.5 Representação das diferentes arquiteturas de ninhos de <i>Epicharis flava</i> analisadas em agregação localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: vista lateral do (A) ninho com túnel único e do (B) ninho ramificado; vista superior do (C) ninho com duas entradas e (D) dois túneis com duas entradas e uma câmara. Abreviações indicam: (e) entrada do túnel; (t) túnel aberto; (c) célula; (crc) célula de cria recém-construída; (cm) célula mofada; (s) solo; (o) opérculo; (mp) massa polínica. Elaboração artística: Beatriz Souza.	32
Figura 1.6 Arquitetura das células de cria de <i>Epicharis flava</i> : (A) Célula individual; (B) Célula individual com seta indicando as marcas de justaposição com outra célula; (C) Célula individual com seta indicando uma estrutura de conexão sequencial com outra célula; (D) Duas células em sequência; (E) Três células em sequência; (F) Superfície interna do opérculo; (G) Superfície externa do opérculo com seta indicando o sulco; (H) Superfície interna da parede da célula de cria. .	33
Figura 1.7 Frequência das dimensões das células de cria de <i>Epicharis flava</i>	34
Figura 1.8 Dimensões das células de fêmeas e machos de <i>Epicharis flava</i> . Boxplots das análises do teste t independente para duas amostras com variâncias estatisticamente iguais. Círculos em cinza indicam a distribuição dos dados e círculos vermelhos indicam a média dos dados.	35
Figura 1.9 Conteúdo das células de cria de <i>Epicharis flava</i> coletadas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: (A-B) Larvas e (C) pupa vivas; (D) ovo e massa polínica desidratados; (E) alimento e larva contaminados por fungos; (F) larva de <i>Tetraonyx</i> sp. Barras de escala: 0,5 cm.	36
Figura 1.10 Ácaros caminhando sobre o corpo de um imaturo de <i>Epicharis flava</i> em estágio larval no interior da célula de cria.	37

Figura 1.11 Estágios imaturos de <i>Epicharis flava</i> : (A) ovo; (B) larva de segundo ínstar; (C) larva de terceiro ínstar; (D) larva defecante; (E) larva pós-defecante; (F-K) pupas de um indivíduo macho em processo de melanização e esclerotização do tegumento; (L) indivíduo adulto macho.	38
Figura 1.12 Inimigos naturais de <i>Epicharis flava</i> encontrados entrando ou saindo de ninhos em uma agregação em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: (A) <i>Tetraonyx sexgutattus</i> ; (B) <i>Tetraonyx</i> sp.; (C) <i>Physocephala</i> sp.1; (D) <i>Physocephala</i> sp.2; (E) <i>Physocephala</i> sp.3; (F) <i>Mesoplia rufipes</i> ; (G) <i>Rhathymus bicolor</i> ; (H) <i>Hoplomutilla spinosa</i> ; (I) <i>Traumatomutilla inermis</i> . Barras de escala: 0,5 cm.	40
Figura 1.13 Indivíduos de Juliformia (Diplopoda): (A) caminhando na área da agregação de ninhos; (B) saindo de um túnel de ninho; (C) no interior de uma célula de cria de <i>Epicharis flava</i> em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ. Barra de escala: 1 cm.	41
Figura 1.14 Outras espécies de abelhas coletoras de óleo amostradas na agregação de ninhos de <i>Epicharis flava</i> localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: (A) <i>Centris aenea</i> ; (B) <i>Centris spilopoda</i> e (C) <i>Epicharis albofasciata</i>	41
Figura 1.15 Distribuição circular da atividade de nidificação de <i>Epicharis flava</i> ao longo do ano (agosto/2023 a julho de 2024) em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ. Os histogramas circulares representam o número absoluto de ninhos ativos em 24 m ² . As linhas tracejadas representam a tendência de distribuição dos dados.....	42
Figura 1.16 Nidificação de <i>Epicharis flava</i> em agregação de ninhos localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: (A-C) fêmea selecionando o local de nidificação; (D-E) fêmea escavando o ninho; (F) ninho escavado; (G) fêmeas entrando nos ninhos transportando óleo+pólen, (H) óleo e (I) pólen nas escopas; (J) fêmea removendo e (K-L) conduzindo solo para o interior do ninho. Os círculos nas cores rosa claro e verde são alfinetes utilizados para a marcação dos ninhos ativos.....	44
Figura 1.17 Frequência absoluta de entradas de fêmeas de <i>Epicharis flava</i> nos ninhos com recursos florais presentes e ausentes nas escopas em uma agregação em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ.....	45
Figura 1.18 Duração de voos (A) e tempo de permanência no ninho após voo de forrageio (B) de fêmeas de <i>Epicharis flava</i> em uma área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ.	46

CAPÍTULO 2

Figura 2.1 Instrumento de contenção de abelhas utilizado para a retirada de recursos das escopas e marcação no mesossoma de fêmeas de *Epicharis flava*.

..... 72

Figura 2.2 Curva de acumulação de tipos polínicos observados e estimados por Chao1, Bootstrap e Jackknife 1..... 76

Figura 2.3 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Acanthaceae**: (1) *Blechum* sp., (2) *Ruellia paniculata*, (3) *Ruellia solitaria*; **Anacardiaceae**: (4) *Schinus terebinthifolia*, (5) *Spondias purpurea*, (6) *Tapirira guianensis*; **Araliaceae**: (7) *Dendropanax* sp.; **Asteraceae**: (8) *Emilia sonchifolia*; **Bignoniaceae**: (9) *Adenocalymma marginatum*, (10) *Adenocalymma* sp., (11) *Arrabidaea selloi*, (12) *Cybistax antisiphilitica*, (13) *Fridericia speciosa*, (14) *Handroanthus chrysotrichus*, (15) *Sparattosperma leucanthum*, (16) *Spathodea campanulata*, (17) *Tabebuia cassinoides*, (18) *Tabebuia labiatus*, (19) *Tabebuia* sp., (20) *Tynanthus labiatus*. Barras de escala: 5 μ m..... 78

Figura 2.4 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Bignoniaceae**: (21) *Xylophragma myrianthum*; **Bromeliaceae**: (22) *Tillandsia stricta*; **Calophyllaceae**: (23) *Calophyllum brasiliense*; **Cannabaceae**: (24) *Celtis* sp., (25) *Trema micrantha*; **Convolvulaceae**: (26) *Convolvulaceae* sp., (27) *Jacquemontia densiflora*, (28) *Jacquemontia holosericea*, (29) *Jacquemontia* sp.; **Dilleniaceae**: (30) *Doliocarpus dentatus*, (31) *Tetracera breyniana*; **Euphorbiaceae**: (32) *Alchornea triplinervia*, (33) *Croton* sp., (34) *Euphorbia* sp.1, (35) *Euphorbia* sp.2, (36) *Euphorbia* sp.3, (37) *Euphorbia* sp.4, (38) *Euphorbia* sp.5, (39) *Euphorbiaceae* sp.1., (40) *Euphorbiaceae* sp.2. Barras de escala: 5 μ m..... 79

Figura 2.5 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Euphorbiaceae**: (41) *Euphorbiaceae* sp.3, (42) *Mabea* sp., (43) *Margarita nobilis*, (44) *Sapium* sp., (45) *Sebastiana* sp., (46) *Tragia volubilis*; **Fabaceae**: (47) *Acacia mangium*, (48) *Caesalpina* sp., (49) *Centrosema* sp., (50) *Centrosema virginianum*, (51) *Chamaecrista* sp.1, (52) *Chamaecrista* sp.2, (53) *Clitoria fairchildiana*, (54) *Dalbergia frutescens*, (55) *Delonix regia*, (56) *Desmodium* sp., (57) *Machaerium lanceolatum*, (58) *Mimosa arenosa*, (59) *Mimosa ceratonia*, (60) *Mimosa invisa*. Barras de escala: 5 μ m..... 80

Figura 2.6 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Fabaceae**: (61) *Mimosa pellita*, (62) *Mimosa pigra*, (63) *Rhynchosia* sp., (64) *Senna occidentalis*, (65) *Senna siamea*, (66) *Senna* sp.1, (67) *Senna* sp.2, (68) *Senna* sp.3, (69) *Swartzia* sp.; **Humiriaceae**: (70) *Humiria balsamifera*; **Lamiaceae**: (71) *Aegiphila* sp.1, (72) *Aegiphila* sp.2; **Lecythidaceae**: (73) *Lecythis lurida*, (74) *Lecythis pisonis*; **Malpighiaceae**: (75) *Byrsonima* sp., (76) *Heteropterys* sp.1, (77) *Heteropterys* sp.2, (78) *Hiraea* sp., (79) *Malpighia* sp.1, *Malpighia* sp.2 (80). Barras de escala: 5 μ m. 81

Figura 2.7 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Malpighiaceae**: (81) *Malpighia* sp.3, (82) *Stigmaphyllon* sp.1, (83) *Stigmaphyllon* sp.2; **Malvaceae**: (84) *Melochia spicata*; **Melastomataceae**: (85) *Miconia cinnamomifolia*, (86) *Miconia* sp., (87) *Pleroma hirsutissimum*, (88) *Tibouchina gaudichaudiana*; **Meliaceae**: (89) *Cedrela* sp.1, (90) *Cedrela* sp.2, (91) *Trichilia casaretti*; **Moraceae**: (92) *Morus nigra*, (93) *Soracea* sp.; **Myrtaceae**: (94) *Eucalyptus* sp., (95) *Myrcia* sp., (96) *Psidium* sp., (97) *Syzygium* sp.; **Nyctaginaceae**: (98) *Guaripa* sp.; **Passifloraceae**: (99) *Passiflora alata*, (100) *Passiflora edulis*. Barras de escala: 5 μ m..... 82

Figura 2.8 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Poaceae**: (101) *Poaceae* sp.1; **Poliganaceae**: (102) *Ecuridaca diversifolia*; **Rubiaceae**: (103) *Alibertia* sp.1, (104) *Alibertia* sp.2, (105) *Alseis involuta*, (106) *Chomelia* sp., (107) *Coccocypselum* sp., (108) *Coutarea hexandra*, (109) *Genipa americana*, (110) *Psychotria* sp.1, (111) *Psychotria* sp.2, (112) *Psychotria* sp.3, (113) *Sabicea villosa*; **Rutaceae**: (114) *Citrus limon*; **Salicaceae**: (115) *Casearia arborea*, (116) *Casearia oblongifolia*, (117) *Casearia* sp.; **Sapindaceae**: (118) *Serjania cuspidata*, (119) *Serjania dentata*; (120) *Solanum* sp.1. Barras de escala: 5 μ m..... 83

Figura 2.9 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Solanaceae**: (121) *Solanum* sp.2, (122) *Solanum* sp.3, (123) *Solanaceae* sp. **Turneraceae**: (124) *Turnera* sp.; **Indeterminados**: (125) Indeterminado 1, (126) Indeterminado 2, (127) Indeterminado 3, (128) Indeterminado 4, (129) Indeterminado 5, (130) Indeterminado 6, (131) Indeterminado 7, (132) Indeterminado 8, (133) Indeterminado 9, (134) Indeterminado 10, (135) Indeterminado 11, (136) Indeterminado 12, (137) Indeterminado 13, (138) Indeterminado 14. Barras de escala: 5 μ m..... 84

Figura 2.10 Rede de interações bipartida qualitativa entre fêmeas de *Epicharis flava* (nós da esquerda) e tipos polínicos (nós da direita) analisados a partir do material coletado nas escopas de fêmeas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana na cidade de Campos dos Goytacazes, RJ. 94

Figura 2.11 Distribuição de graus da rede de interações entre fêmeas de *Epicharis flava* e plantas no nível dos indivíduos de abelhas (A) e das espécies de plantas representadas pelos tipos polínicos (B). Os círculos representam os nós da rede. O eixo horizontal representa o número de conexões (k) de cada nó na rede. O eixo vertical representa a probabilidade acumulada de um nó ter " k " ou mais conexões. 95

Figura 2.12 Matriz de adjacência entre indivíduos (eixo horizontal) e plantas (eixo vertical). O gradiente de cor das células branco-vermelho indica crescente da força da interação, com base na abundância dos tipos polínicos nas cargas polínicas de cada abelha *Epicharis flava*..... 96

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1.1 Densidade de entradas de ninhos de *Epicharis flava* por unidade amostral (UA), incluindo o número de entradas (N), densidade (N/m²), variância (s²), média (\bar{X}), índice de dispersão (I), padrão de distribuição espacial e o valor de qui-quadrado (X²) a uma significância de 0,05. 31

Tabela 1.2 Inimigos naturais de *Epicharis flava* encontrados entrando ou saindo de ninhos em uma agregação localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ. 39

Tabela 1.3 Tempo de atividade das fêmeas de *Epicharis flava* para diferentes recursos coletados e transportados nas escopas em uma área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ. Para cada recurso, são indicados o horário de pico de atividade, a duração dos voos e o tempo de permanência no ninho após a coleta do recurso (em minutos). Valores em parênteses indicam a média, o desvio padrão e o número de atividades cronometradas. 46

CAPÍTULO 2

Tabela 2.1 Composição, riqueza, abundância, frequência, hábito e recurso floral de tipos polínicos analisados a partir do material coletado nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava* em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana no município de Campos dos Goytacazes, RJ. Abreviações dos hábitos: arbusto (AB), árvore (AV), erva (E), liana (L), subarbusto (SB), trepadeira (T). Abreviações dos recursos florais: néctar (N), pólen (P), óleo floral (O). Outras abreviações: não determinado (n.d.). 85

Tabela 2.2 Distribuição de graus da rede de interação entre abelhas *Epicharis flava* e tipos polínicos analisados a partir do material coletado nas escopas de fêmeas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana no município de Campos dos Goytacazes, RJ. Os valores apresentados correspondem ao Critério de Informação de Akaike (AIC), com uma significância de $p \leq 0,05$. Valores em negrito indicam os modelos selecionados. 95

Tabela 2.3 Métricas de rede de interação entre abelhas *Epicharis flava* e tipos polínicos analisados a partir do material coletado nas escopas de fêmeas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana no município de Campos dos Goytacazes, RJ. 95

RESUMO

A escassez de informações sobre abelhas que nidificam no solo deve-se, em grande parte, à dificuldade de localizar seus ninhos em ambientes naturais. Para as abelhas coletoras de óleos florais do gênero *Epicharis* Klug, esse cenário não é diferente, visto que poucas espécies têm sua ecologia da nidificação documentada. Entre essas, a espécie *Epicharis (Epicharis) flava* Friese destaca-se por sua ampla distribuição na região Neotropical e por seus serviços ecossistêmicos como agente polinizador, especialmente no Brasil. No entanto, seu comportamento de nidificação e o uso de recursos florais são pouco compreendidos. A identificação de uma agregação de ninhos de *Epicharis flava* permitiu a realização de um estudo detalhado sobre sua ecologia da nidificação, além do uso de fontes florais pelas fêmeas da agregação. Desse modo, este estudo foi conduzido em uma agregação natural de ninhos localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ, originalmente coberta por Floresta Estacional Semidecidual, mas modificada por atividades humanas. A metodologia empregada incluiu a escavação de ninhos, o monitoramento e a observação dos comportamentos de nidificação, além da análise palinológica dos recursos transportados pelas fêmeas em suas escopas, que foram posteriormente examinados com o uso de métricas de redes de interação ecológica e especialização individual no uso de recursos. Os resultados evidenciaram que as fêmeas de *E. flava* escavam ninhos em um padrão espacial agregado. A maioria dos ninhos consiste em túneis unicelulares de curto comprimento, com células de cria que variam em tamanho, sendo aquelas destinadas às fêmeas maiores que as destinadas aos machos. O desenvolvimento dos imaturos ocorre em um tempo mínimo de 47 dias. Foram registrados *Hoplomutilla spinosa*, *Mesoplia rufipes*, *Physocephala* spp., *Rhathymus bicolor*, *Tetraonyx sexguttatus*, *Tetraonyx* sp., *Traumatomutilla inermis* como insetos inimigos naturais de *E. flava*. Observou-se que a nidificação é ininterrupta ao longo de todo o ano, com dois picos sazonais de atividade concentrados na estação chuvosa. Durante as atividades de nidificação, as fêmeas podem compartilhar entradas de ninhos. O tempo gasto em voos de forrageio para a coleta de recursos florais (óleo, óleo + pólen, pólen) e no interior do ninho após a coleta varia significativamente, dependendo do tipo de recurso coletado. As fontes de recursos florais utilizadas pelas fêmeas incluíram 138 tipos polínicos pertencentes a 31 famílias e 81 gêneros botânicos, sendo *Byrsonima* sp. e *Psidium* sp. as mais abundantes e frequentes. Em nível individual, as abelhas mostraram uma tendência à especialização no uso de recursos e formaram módulos distintos de interações florais na rede. Os resultados deste estudo fornecem uma compreensão abrangente da ecologia de nidificação e uso de fontes de recursos florais de *E. flava*, com informações que podem ser utilizadas para a conservação da espécie, especialmente em áreas de Mata Atlântica.

Palavras-chave: abelha coletora de óleo floral, Epicharitini, arquitetura de ninhos, fenologia da nidificação, entomopalinologia.

ABSTRACT

The limited knowledge about ground-nesting bees is largely due to the difficulty in locating their nests in natural environments. This challenge is no different for oil-collecting bees of the genus *Epicharis* Klug, as the nesting ecology of only a few species has been documented. Among these, *Epicharis (Epicharis) flava* Friese stands out due to its wide distribution across the Neotropical region and its role as a key pollinator, especially in Brazil. However, its nesting behavior and use of floral resources remain poorly understood. The discovery of an *Epicharis flava* nest aggregation enabled a detailed investigation into its nesting ecology and the floral resources utilized by females within the group. This study was conducted at a natural nest aggregation located in a peri-urban area of Campos dos Goytacazes, RJ, originally covered by Semi-Deciduous Seasonal Forest but altered by anthropogenic activities. The methodology involved nest excavation, behavioral monitoring, and observations of nesting activities, along with a palynological analysis of the floral resources collected by the females. These resources were further examined using ecological interaction network metrics and individual specialization in resource use. The findings revealed that *E. flava* females nest in aggregated spatial patterns. Most nests consisted of short, unicellular tunnels, with brood cells varying in size—those for females being larger than those for males. The development of immatures occurred in a minimum of 47 days. Natural enemies of *E. flava* identified included *Hoplomutilla spinosa*, *Mesoplia rufipes*, *Physocephala* spp., *Rhathymus bicolor*, *Tetraonyx sexguttatus*, *Tetraonyx* sp., and *Traumatomutilla inermis*. Nesting was observed year-round, with two peak activity periods during the rainy season. During nesting, females sometimes shared nest entrances. The time spent on foraging flights to collect floral resources (oil, oil + pollen, or pollen) and within the nest after collection varied significantly depending on the type of resource. The floral resources used by the females included 138 pollen types from 31 families and 81 genera, with *Byrsonima* sp. and *Psidium* sp. being the most abundant and frequent. At the individual level, the bees showed a tendency towards resource specialization and formed distinct modules in the floral interaction network. The results of this study provide a comprehensive understanding of the nesting ecology and use of floral resource sources of *E. flava*, with information that can be used for the conservation of the species, especially in Atlantic Forest areas.

Keywords: oil-collecting bees; Epicharitini, nest architecture, nesting phenology, entomopalynology.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	7
CAPÍTULO 1 - ECOLOGIA, BIOLOGIA e comportamento DE NIDIFICAÇÃO DE	
<i>Epicharis (Epicharis) flava</i> (Apinae)	16
1.1 INTRODUÇÃO	19
1.2 OBJETIVOS	20
1.3 MATERIAIS E MÉTODOS	21
1.3.1 Área de estudo	21
1.3.2 Agregação de ninhos de <i>Epicharis flava</i>	23
1.3.3 Coleta de dados	24
1.3.3.1 Distribuição espacial de entradas de ninhos	24
1.3.3.2 Arquitetura de ninhos e células de cria.....	25
1.3.3.3 Estágios imaturos	26
1.3.3.4 Inimigos naturais	26
1.3.3.5 Fenologia da nidificação	26
1.3.3.6 Comportamento de fêmeas e machos na agregação	27
1.3.4 Análise de dados	28
1.4 RESULTADOS.....	30
1.4.1 Distribuição espacial de entradas de ninhos	30
1.4.2 Arquitetura de ninhos e células de cria.....	31
1.4.3 Conteúdo das células de cria	35
1.4.4 Desenvolvimento de imaturos	37
1.4.5 Inimigos naturais	39
1.4.6 Outros artrópodes encontrados na agregação de ninhos.....	41
1.4.7 Fenologia da nidificação	42
1.4.8 Comportamento de fêmeas na agregação de ninhos.....	43
1.4.9 Atividade de forrageio de fêmeas	45
1.5 DISCUSSÃO	47
1.5.1 Distribuição espacial e densidade de entradas de ninhos.....	47
1.5.2 Entradas de ninhos.....	48
1.5.3 Comprimento dos túneis.....	48
1.5.4 Arquitetura dos túneis.....	49
1.5.5 Arquitetura das células de cria	49
1.5.6 Dimensões das células de cria	50
1.5.7 Interação entre larvas e ácaros	51
1.5.8 Desenvolvimento de imaturos	51
1.5.9 Inimigos naturais	51
1.5.10 Fenologia da nidificação	53

1.5.11 Comportamento de fêmeas na agregação de ninhos.....	54
1.5.12 Ausência de machos na agregação de ninhos.....	55
1.5.13 Voos de forrageio de fêmeas.....	55
1.6 CONCLUSÃO.....	56
1.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	57
CAPÍTULO 2 - FONTES DE RECURSOS FLORAIS UTILIZADAS POR <i>Epicharis</i> (<i>Epicharis</i>) <i>flava</i> Friese (Hymenoptera, Apinae) EM NÍVEL POPULACIONAL E INDIVIDUAL.....	66
2.1 INTRODUÇÃO	69
2.2 OBJETIVOS	71
2.3 MATERIAIS E MÉTODOS.....	71
2.3.1 Amostragem polínica.....	71
2.3.2 Acetólise e montagem de lâminas.....	72
2.3.3 Identificação e contagem de tipos polínicos	73
2.3.4 Análise de dados	74
2.4 RESULTADOS.....	76
2.4.1 Composição, riqueza, abundância e frequência de tipos polínicos	76
2.4.2 Estrutura da rede de interação fêmea-tipo polínico e variação individual no uso de recursos	93
2.5 DISCUSSÃO	97
2.5.1 Uso de fontes florais pela população de <i>Epicharis flava</i>	97
2.5.2 Estrutura da rede de interação fêmea-tipo polínico e variação individual no uso de recursos	99
2.6 CONCLUSÃO.....	101
2.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	101
CONSIDERAÇÕES FINAIS	111

INTRODUÇÃO GERAL

Polinização, polinizadores e os Objetivos do Desenvolvimento Sustentável (ODS) da Organização das Nações Unidas (ONU)

Os ecossistemas tropicais abrigam mais de três quartos de todas as espécies da biodiversidade do planeta (Barlow *et al.*, 2018) e uma grande proporção de espécies depende de interações de polinização para completar os seus ciclos de vida (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2018). Estima-se que 300.000 espécies de angiospermas dependem da polinização feita por animais (Ollerton *et al.*, 2011) e cerca de 350.000 espécies de vertebrados e invertebrados estejam envolvidas nesta relação (Ollerton, 2017). Os polinizadores, enquanto coletam recursos florais ou usam as flores para sua sobrevivência e reprodução, promovem a reprodução cruzada das plantas, favorecendo a formação de sementes e frutos, e a regeneração de novas plantas que mantêm o funcionamento dos ecossistemas terrestres (Ollerton, 2021; Genes e Dirzo, 2022).

Mais de três quartos das principais culturas globais dependem, em algum grau, da polinização por animais (Klein *et al.*, 2007). Estima-se que até 40% dos nutrientes necessários para a alimentação humana e animal em todo o mundo (Eilers *et al.*, 2011) e 47% no Brasil (Porto *et al.*, 2021) venham de culturas que dependem de polinizadores. A ausência desses polinizadores levaria a uma queda significativa na produção agrícola, aumento de preços e perda de qualidade dos alimentos (Smith *et al.*, 2015; Uwingabire e Gallai, 2024). Desse modo, a segurança alimentar e a agricultura sustentável dependem da continuidade dos serviços ecossistêmicos de polinização.

Nesse contexto, a preservação dos polinizadores está diretamente associada a dois dos 17 Objetivos de Desenvolvimento Sustentável (ODS) da Organização das Nações Unidas (ONU): o ODS 2, que busca erradicar a fome e promover a agricultura sustentável, e o ODS 15, que visa proteger a vida terrestre (Nações Unidas, 2015). Entre os polinizadores, as abelhas se destacam como o grupo dominante na polinização em nível global e local (Requier *et al.*, 2022), o que se deve à sua dieta dependente de recursos florais, e às adaptações morfológicas para a fixação e o transporte eficiente dos grãos de pólen. Portanto, novos estudos que forneçam informações para conservação de polinizadores, especialmente

abelhas, se justificam frente aos ODS estabelecidos pela ONU para promoção de um desenvolvimento sustentável.

Abelhas solitárias

Ao longo da história evolutiva dos Hymenoptera, as abelhas diversificaram-se em sete famílias, 28 subfamílias, 67 tribos e 529 gêneros, totalizando aproximadamente 20.925 espécies descritas (Ascher e Pickering, 2024). Dentre essas subfamílias, 27 incluem espécies de hábito solitário, três possuem espécies sociais, e seis são compostas por parasitas. Assim, as abelhas solitárias representam a maioria, constituindo cerca de 77,4% do total de espécies de abelhas no mundo (Danforth *et al.*, 2019).

A história de vida das abelhas solitárias é marcada pela ausência de cooperação reprodutiva entre as fêmeas. A maioria vive de forma isolada embora algumas possam compartilhar o mesmo ninho, formando ninhos comunitários. Em ambos os casos, cada fêmea é responsável pela produção de seus próprios descendentes, pela busca de recursos, e pela construção e aprovisionamento das células de cria de maneira independente (Danforth *et al.*, 2019).

As abelhas solitárias constroem seus ninhos em uma variedade de substratos, como solo, madeira, caules, cavidades preexistentes e ninhos abandonados de outros insetos (Danforth *et al.*, 2019). Entre esses substratos, o solo é o mais utilizado, servindo como local de nidificação para aproximadamente 64% das espécies (Cane e Neff, 2011). Neste caso, construção de ninhos envolve a escavação de túneis no solo que conduzem a células de cria, os quais podem variar em número, tamanho e ângulo (Antoine e Forrest, 2021), além do uso de recursos vegetais florais e não florais durante a construção dessas células.

Abelhas coletoras e plantas produtoras de óleos florais

As abelhas coletoras de óleos constituem uma guilda especializada na coleta, transporte e uso de óleos florais (Alves-dos-Santos *et al.*, 2007). Esses óleos são produzidos por glândulas chamadas elaióforos, presentes em determinadas plantas que oferecem este recurso (Possobom e Machado, 2018). Para a coleta, as abelhas fêmeas raspam essas glândulas e armazenam o óleo em estruturas

especializadas localizadas em suas pernas. As pernas anteriores e médias possuem cerdas simples e modificadas, enquanto as escopas apresentam cerdas ramificadas, as quais atuam como adaptações morfológicas que facilitam a aderência e o transporte dos óleos florais até os ninhos (Roig-Alsina, 1997; Cocucci *et al.*, 2000). Nos ninhos, os óleos florais são utilizados para cimentar substratos durante a nidificação, estruturar e impermeabilizar as células de cria (Buchmann, 1987; Neff e Simpson, 2017), além de serem misturados ao pólen para fornecer energia ao alimento larval, uma vez que o óleo floral contém cerca de oito vezes mais calorias do que o néctar (Vogel, 1974; Vogel, 1989).

A guilda das abelhas coletoras de óleos é composta por 539 espécies distribuídas em 18 gêneros, com predominância de registros e riqueza de espécies no Brasil (Vélez e Vivallo, 2024). Na região neotropical, estas abelhas estão organizadas em quatro tribos da família Apidae: Centridini, Epicharitini (anteriormente parte de Centridini), Tapinotaspidini e Tetrapediini (Martins e Melo, 2016; Aguiar, 2023; Moure e Melo, 2023; Moure e Melo, 2023a,b), e estão associadas a plantas que produzem óleos florais pertencentes a doze famílias botânicas: Calceolariaceae, Cucurbitaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Plantaginaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae, Stilbaceae e Solanaceae (Possobom e Machado, 2018; Oliveira *et al.*, 2022).

Malpighiaceae é considerada a mais basal a desenvolver glândulas de óleo, compreendendo aproximadamente 75 gêneros e 1300 espécies, das quais 85% são neotropicais (Anderson, 1979, 1990; Davis e Anderson, 2010). Uma revisão recente indicou que 66 espécies de Malpighiaceae foram investigadas quanto ao seu sistema reprodutivo, e 51% dessas espécies dependem total ou parcialmente de polinizadores para sua reprodução (Raposi *et al.*, 2023). Dentre os polinizadores dessas plantas, destacam-se as abelhas do gênero *Epicharis* Klug, 1807, que dependem exclusivamente dos óleos florais produzidos por espécies de Malpighiaceae para sua sobrevivência e reprodução (Martins e Melo, 2016).

Abelhas coletoras de óleos florais do gênero *Epicharis* Klug, 1807 (Apinae)

Epicharis representa o segundo gênero mais rico em número de espécies entre as abelhas coletoras de óleos florais (Vélez e Vivallo, 2024). Atualmente, o

gênero compreende 38 espécies descritas, sendo 35 previamente conhecidas (Moure e Melo, 2023) e três novas espécies recentemente descritas: *Epicharis* (*Epicharoides*) *decellii* (Laroca e Nery, 2018), *Epicharis* (*Epicharitides*) *lia* e *Epicharis* (*Epicharitides*) *mesoamericana* (Villamizar e Vivallo, 2024). Essas espécies estão organizadas em nove subgêneros, dos quais três são monotípicos (*Anepicharis*, *Cyphepicharis* e *Triepicharis*) e seis contêm duas ou mais espécies (*Epicharis*, *Epicharitides*, *Epicharoides*, *Hoplepicharis*, *Parepicharis* e *Xanthepicharis*) (Moure e Melo, 2023).

Espécies de *Epicharis* distribuem-se predominantemente na região Neotropical, com exceção de *Epicharis* (*Epicharoides*) *maculata* Smith, 1874, que ocorre também na região Neártica (Moure e Melo, 2023). No Brasil, estas abelhas são frequentemente encontradas nos biomas Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal (Gaglianone *et al.*, 2011; Cavalcante *et al.*, 2012; Sazan *et al.*, 2014; Boff *et al.*, 2018; Araújo Romeiro *et al.*, 2023; Matos e Gaglianone, 2024), e raramente na Caatinga (Neves e Viana, 2001). Dentro do bioma Mata Atlântica, foram registradas em fitofisionomias de Floresta Ombrófila Densa (Brito e Sazima, 2012; Dec e Vivallo, 2019; Pina *et al.*, 2022), Floresta Semidecídua (Sigrist e Sazima, 2004; Aguiar e Gaglianone, 2008; Menezes, 2011; Benevides *et al.*, 2013) e Restinga (Oliveira, 2018; Uemura *et al.*, 2021; Deprá *et al.*, 2022), além de ambientes urbanos (Vivallo, 2020a,b; Matos e Gaglianone, 2024) e áreas agrícolas (Gaglianone *et al.*, 2010).

Estas abelhas exibem comportamento de nidificação solitário e formam agregações de ninhos em solos arenosos ou argilosos e úmidos (Gaglianone, 2005; Werneck e Campos, 2020). O processo de nidificação inclui a escavação de túneis, a construção de células de cria utilizando solo e óleo floral, a coleta e armazenamento de pólen e óleo, a oviposição e o fechamento das células de cria (Rozen, 2016; Dec e Vivallo, 2019; Martins *et al.*, 2019). A maioria das espécies possui um ciclo de vida sazonal univoltino, com atividade de adultos limitada a um período específico do ano (revisado por: Gaglianone, 2005; Werneck e Campos, 2020), e desenvolvimento larval marcado por diapausa (Gaglianone, 2005; Gaglianone *et al.*, 2015), um estado de supressão metabólica durante o desenvolvimento que pode ser influenciado por fatores genéticos ou ambientais, como temperatura, precipitação e disponibilidade de alimento (Denlinger, 1986).

Aspectos da ecologia de abelhas *Epicharis* em áreas de ninhos são documentados para 11 das 38 espécies de *Epicharis* descritas. Estas espécies são: *Epicharis* (*Anepicharis*) *dejeanii* Lepeletier, 1841 (Raw, 1992; Hiller e Wittmann, 1994; Faria, 2014; Dec e Vivallo, 2019; Dec e Vivallo, 2021; Uemura *et al.*, 2021; Pina *et al.*, 2022), *Epicharis* (*Epicharoides*) *albofasciata* Smith, 1874 (Gaglianone, 2005; Rozen, 2016; Rozen, 2017; Caetano *et al.*, 2022), *Epicharis* (*Epicharoides*) *picta* (Smith, 1874) (Werneck, 2012; Werneck *et al.*, 2012; Werneck *et al.*, 2015; Werneck e Campos, 2020), *Epicharis* (*Epicharitides*) *obscura* Friese, 1899 (Laroca *et al.*, 1993), *Epicharis* (*Epicharis*) *flava* Friese, 1900 (Camargo *et al.*, 1975), *Epicharis* (*Hoplepicharis*) *fasciata* Lepeletier & Serville, 1828 (Vivallo, 2020b), *Epicharis* (*Parepicharis*) *metatarsalis* Friese, 1899 (Inouye, 2000; Thiele e Inouye, 2007), *Epicharis* (*Parepicharis*) *zonata* Smith, 1854 (Roubik e Michener, 1980), *Epicharis* (*Triepicharis*) *analís* Lepeletier, 1841 (Gaglianone, 2005; Vivallo, 2020a), *Epicharis* (*Xanthepicharis*) *bicolor* Smith, 1854 (Rocha Filho *et al.*, 2008), *Epicharis* (*Xanthepicharis*) *nigrita* Friese, 1900 (Gaglianone, 2001; Gaglianone, 2005; Gaglianone, 2015; Martins *et al.*, 2019). Desse modo, há uma lacuna no conhecimento sobre as demais espécies do gênero.

***Epicharis* (*Epicharis*) *flava* Friese, 1900**

Epicharis flava possui uma ampla distribuição geográfica na região neotropical (Moure e Melo, 2023), onde é conhecida por ser um agente polinizador de plantas nativas (Aguar e Gaglianone, 2008; Gaglianone *et al.*, 2010; Boas *et al.*, 2013; Bittencourt *et al.*, 2011; Benevides *et al.*, 2013; Tavares *et al.*, 2018) e de cultivos de alto valor econômico no Brasil (Boti, 2005; Vilhena *et al.*, 2007; Gaglianone *et al.*, 2010; Giannini *et al.*, 2020). Estudos anteriores documentaram as visitas de *Epicharis flava* a flores (Vilhena *et al.*, 2007; Aguar e Gaglianone, 2008; Boas *et al.*, 2013; Benevides *et al.*, 2013) e analisaram as cargas polínicas transportadas pelas fêmeas durante o forrageamento em diferentes ambientes, como florestas (Araújo Romeiro *et al.*, 2023), áreas urbanas (Matos e Gaglianone, 2024) e áreas rurais (Vilhena *et al.*, 2007; Rabelo *et al.*, 2015).

Em áreas de ninhos, embora Camargo *et al.* (1975) tenham estudado aspectos bionômicos de *E. flava* em uma agregação encontrada no município de Ribeirão Preto, SP, o estudo se concentra principalmente na descrição detalhada

das formas imaturas de *E. flava* e de seu cleptoparasita *Rhathymus* sp., havendo limitações quanto às informações sobre a arquitetura dos ninhos e o comportamento das fêmeas. Portanto, há aspectos da ecologia, biologia, e comportamento de *E. flava*, especialmente realizados em agregações de ninhos, que permanecem inexplorados ou pouco compreendidos.

Estrutura da dissertação

Nesse contexto, *Epicharis flava* é alvo deste estudo, cujo objetivo geral é descrever aspectos ecológicos, biológicos e comportamentais em uma agregação natural de ninhos. O estudo foi estruturado em capítulos, conforme descrito a seguir:

O primeiro capítulo, intitulado “**Ecologia, biologia e comportamento de nidificação de *Epicharis (Epicharis) flava (Apinae)***”, aborda temas como a distribuição espacial de entradas de ninhos, a arquitetura dos ninhos e de células de cria, o tempo de desenvolvimento dos imaturos, as espécies de inimigos naturais, a fenologia de nidificação e o comportamento de fêmeas na agregação.

O segundo capítulo, intitulado “**Fontes de recursos florais utilizadas por *Epicharis (Epicharis) flava (Hymenoptera, Apinae)* em nível populacional e individual**”, analisa, por meio de uma abordagem palinológica, as fontes de recursos florais utilizadas pelas fêmeas durante o provisionamento de ninhos e investiga se há a variação no uso de fontes florais entre as fêmeas da agregação.

Espera-se que os resultados obtidos contribuam para a conservação de *E. flava*, especialmente em áreas da Mata Atlântica, bioma no qual este trabalho foi desenvolvido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, A.J.C. (2023). Tapinotaspidini Roig-Alsina & Michener, 1993. In: Moure, J.S.; Urban, D.; Melo, G.A.R. (org). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region* - online version: <https://www.moure.cria.org.br/catalogue> em 26/08/24. Página mantida pela Universidade Federal do Paraná-UFPR.
- Aguiar, W.M., Gaglianone, M.C. (2008). Comportamento de abelhas visitantes florais de *Lecythis lurida* (Lecythidaceae) no norte do estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Entomologia*. 52: 277-282.
- Alves-dos-Santos, I., Machado, I.C., Gaglianone, M.C. (2007). História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis*. 11(4): 544-557.
- Anderson, W.R. (1979). Floral conservation in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica*. 11(3): 219-223.
- Anderson, W.R. (1990). A origem das Malpighiaceae – a evidência da morfologia. *Memórias do Jardim Botânico de Nova York*. 64: 219–224.
- Antoine, C.M., Forrest, J.R. (2021). Nesting habitat of ground-nesting bees: a review. *Ecological Entomology*. 46(2): 143-159.
- Araújo Romeiro, L., Borges, R.C., da Silva, E.F., Guimarães, J.T.F., Giannini, T.C. (2023). Assessing entomological collection data to build pollen interaction networks in the tropical Amazon Forest. *Arthropod-Plant Interactions*. 17(3): 313-325.
- Ascher, J., Pickering, J. (2024). Discover Life, All living things, Apoidea: https://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species&flags=HAS em 26/08/24. Página mantida por Sam Houston State University.
- Barlow, J., França, F., Gardner, T.A., Hicks, C.C., Lennox, G.D., Berenguer, E., Economo, E.P., Ferreira, J., Guénard, B., Leal, C.G., Isaac, V., Lees, A.C., Parr, C.L., Wilson, S.K., Young, P.J., Graham, N. A. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*. 559(7715): 517-526.
- Benevides, C.R., Evans, D.M., Gaglianone, M.C. (2013). Comparing the Structure and Robustness of Passifloraceae-Floral Visitor and True Pollinator Networks in a Lowland Atlantic Forest. *Sociobiology*. 60(3): 295-305.
- Bittencourt Jr., N.S., Pereira Jr., E.J., São-Thiago, P.S., Semir, J. (2011). The reproductive biology of *Cybistax antisiphilitica* (Bignoniaceae), a

- characteristic tree of the South American savannah-like “Cerrado” vegetation. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 206(10), 872-886.
- Boas, J.C.V., Fava, W.S., Laroca, S., Sigrist, M.R. (2013). Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 208(5-6), 360-369.
- Boff, S., Melo-de-Pinna, G.F., Pott, A., Araujo, A.C. (2018). High visitation rate of oil bees may increase pollination efficiency of *Couepia uiti* in Pantanal wetland. *Apidologie*. 49: 747-758.
- Boti, J.B., Campos, L.A.O., Junior, P.D.M., Vieira, M.F. (2005). Influência da distância de fragmentos florestais na polinização da goiabeira. *Revista Ceres*. 52(304): 863-874.
- Brito, V.L., Sazima, M. (2012). *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae): reproductive biology of a tree species at two sites of an elevational gradient in the Atlantic rainforest in Brazil. *Plant Systematics and Evolution*. 298, 1271-1279.
- Buchmann, S.L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 18: 343-369.
- Caetano, C.A., Sabino, W.O., Cordeiro, G.D., Buchmann, S.L., Alves-dos-Santos, I. (2022). Scientific note about the negative impacts of male competition on *Epicharis albofasciata* mating. *Apidologie*. 53(1): 1-5.
- Camargo, J.D., Zucchi, R., Sakagami, S.F. (1975). Observations on the bionomics of *Epicharis* (*Epicharana*) *rustica flava* (Oliver) including notes on its parasite, *Rhathymus* sp. (Hymenoptera, Apoidea: Anthophoridae). *Studia Entomologica*. 18: 313–340.
- Cane, J. H., Neff, J. L. (2011). Predicted fates of ground-nesting bees in soil heated by wildfire: thermal tolerances of life stages and a survey of nesting depths. *Biological conservation*. 144(11): 2631-2636.
- Cavalcante, M.C., Oliveira, F.F., Maués, M.M., Freitas, B.M. (2012). Pollination requirements and the foraging behavior of potential pollinators of cultivated Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) trees in central Amazon rainforest. *Psyche: A Journal of Entomology*. 2012(1): 978019.

- Cocucci, A.A., Sérsic, A., Roig-Alsina, A. (2000). Oil-collecting structures in Tapinotaspidini: their diversity, function and probable origin. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*. 90: 51-74.
- Danforth, B. N., Minckley, R. L., Neff, J. L. (2019). *The solitary bees: biology, evolution, conservation*. 1.ed. New Jersey: Princeton University Press. 488p.
- Davis, C.C., Anderson, W.R. (2010). A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany*. 97(12): 2031-2048.
- Dec, E., Vivallo, F. (2019). Nesting biology and immature stages of the oil-collecting bee *Epicharis dejeanii* (Apidae: Centridini). *Apidologie*. 50(5): 606-615.
- Dec, E., Vivallo, F. (2021). Reproductive behavior of the oil-collecting bee *Epicharis dejeanii* (Apidae: Centridini). *Apidologie*. 52(2): 358-366.
- Denlinger, D.L. (1986). *Insect Diapause*. Cambridge: Cambridge University Press. 462p.
- Deprá, M.S., Evans, D.M., Gaglianone, M.C. (2022). Pioneer herbaceous plants contribute to the restoration of pollination interactions in restinga habitats in tropical Atlantic Forest. *Restoration Ecology*. 30(4): e13544.
- Eilers, E. J., Kremen, C., Smith Greenleaf, S., Garber, A. K., Klein, A. M. (2011). Contribution of pollinator-mediated crops to nutrients in the human food supply. *PLOS ONE*. 6(6): e21363.
- Faria, L.B.D. (2014). *Nicho trófico de abelhas coletoras de óleo das Tribos Centridini e Tetrapediini (Hymenoptera, Apidae) em Diferentes Escalas biológicas*. Dissertação (Mestrado em Ciências), São Paulo-SP, Universidade de São Paulo-USP, 107 p.
- Gaglianone, M.C. (2001). *Bionomia de Epicharis, associações com Malpighiaceae e uma análise filogenética e biogeográfica das espécies dos subgêneros Epicharis e Epicharana (Hymenoptera, Apidae, Centridini)*. Tese (Doutorado em Entomologia). Ribeirão Preto-SP, Universidade de São Paulo-USP, 188p.
- Gaglianone, M.C. (2005). Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Fries, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative analysis for the genus. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 40(3): 191-200.

- Gaglianone, M.C., de Aguiar, A.J.C., Vivallo, F., Alves-dos-Santos, I. (2011). Checklist of oil bees from São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*. 11: 1: 657-666.
- Gaglianone, M.C., Rocha, H.H.S., Benevides, C.R., Junqueira, C.N., Augusto, S.C. 2010. Importância de Centridini (Apidae) na polinização de plantas de interesse agrícola: o maracujá-doce (*Passiflora alata* Curtis) como estudo de caso na região sudeste do Brasil. *Oecologia Australis*, 14(1): 152-164.
- Gaglianone, M.C., Werneck, H.A., Campos, L.A.O. (2015). Univoltine life cycle of two species of *Epicharis* Klug, 1807 (Apidae, Centridini) and notes on their cleptoparasites *Tetraonyx* spp. (Coleoptera, Meloidae). In: Aguiar, A.J.C., Gonçalves, R.B., Ramos, K.S. *Ensaio sobre as abelhas da Região Neotropical: homenagem aos 80 anos de Danuncia Urban*. 1.ed. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná-UFPR. p. 401-414.
- Genes, L., Dirzo, R. (2022). Restoration of plant-animal interactions in terrestrial. *Biological Conservation*. 265: 109393.
- Giannini, T.C., Alves, D.A., Alves, R., Cordeiro, G.D., Campbell, A.J., Awade, M., Bento, J.M.S., Saraiva A.M., Imperatriz-Fonseca, V. L. (2020). Unveiling the contribution of bee pollinators to Brazilian crops with implications for bee management. *Apidologie*. 51: 406-421.
- Hiller, B., Wittmann, D. (1994). Seasonality, nesting biology and mating behavior of the oil-collecting bee *Epicharis dejeanii* (Anthophoridae, Centridini). *Biociências*. 2: 107–124.
- Klein, A.M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*. 274(1608): 303-313.
- Laroca, S., Reynaud dos Santos, D.T., Schwartz Filho, D.L. (1993). Observations on the nesting biology of three Brazilian centridine bees: *Melanocentris dorsata* (Lepelletier 1841), *Ptilotopus sponsa* (Smith 1854) and *Epicharitides obscura* (Friese 1899) (Hymenoptera Anthophoridae). *Tropical Zoology*. 6(1): 153-163.
- Martins, A.C., Melo, G.A. (2016). The New World oil-collecting bees *Centris* and *Epicharis* (Hymenoptera, Apidae): molecular phylogeny and biogeographic history. *Zoologica Scripta*. 45(1): 22-33.

- Martins, C.F., Neto, V.I.D.S., Cruz, R.D.M. (2019). Nesting biology and mating behavior of the solitary bee *Epicharis nigrita* (Apoidea: Centridini). *Journal of Apicultural Research*. 58(4): 512-521.
- Matos, V.R., Gaglianone, C.M. (2024). Floral resources of *Epicharis flava* (Hymenoptera, Apidae) in an urban area, detected from the pollen spectrum in the scopae. *Palynology*. 48(2): 2273942.
- Menezes, G.B. (2011). Abelhas Coletoras de óleos florais na Reserva Biológica União-RJ: composição e diversidade de espécies, nidificação em ninhos-armadilha e utilização de fontes polínicas. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais). Campos dos Goytacazes-RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 96 p.
- Moure, J.S., Melo, G.A.R. (2023). Epicharitini Schrottky, 1913. In: Moure, J.S.; Urban, D.; Melo, G.A.R. (org). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region* - online version: <https://www.moure.cria.org.br/catalogue> em 14/08/24. Página mantida pela Universidade Federal do Paraná-UFPR.
- Moure, J.S., Melo, G.A.R. (2023a). Tetrapediini Michener & Moure, 1957. In: Moure, J.S.; Urban, D.; Melo, G.A.R. (org). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region* - online version: <https://www.moure.cria.org.br/catalogue> em 26/08/24. Página mantida pela Universidade Federal do Paraná-UFPR.
- Moure, J.S., Melo, G.A.R. (2023b). Centridini Cockerell & Cockerell, 1901. In: Moure, J.S.; Urban, D.; Melo, G.A.R. (org). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region* - online version: <https://www.moure.cria.org.br/catalogue> em 26/08/24. Página mantida pela Universidade Federal do Paraná-UFPR.
- Nações Unidas. (2015). *Transforming our world: the 2030 agenda for sustainable development*: <https://sustainabledevelopment.un.org/post2015/transformingourworld> em 26/08/24. Página mantida pelas Nações Unidas.
- Neff, J.L., Simpson, B.B. (2017). Vogel's great legacy: The oil flower and oil-collecting bee syndrome. *Flora*. 232: 104-116.

- Neves, E.L., Viana, B.F. (2001). Ocorrência de *Epicharis bicolor* Smith (Hymenoptera: Apidae: Centridini) nas Caatingas da margem esquerda do médio Rio São Francisco, Bahia. *Neotropical Entomology*. 30(4): 735-736.
- Oliveira, L.C., Nunes, C.E.P., Brito, V.L.G., Caetano, A.P.S. (2022). Floral oil production in a family dominated by pollen flowers: The case of *Macairea radula* (Melastomataceae). *Flora*. 288: 152008.
- Oliveira, U.B. (2018). Interações com Plantas e Diversidade Genética de *Epicharis nigrita* (Friesse) (Hymenoptera: Apidae) em áreas de Restinga. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais). Campos dos Goytacazes-RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 63 p.
- Ollerton, J. (2017). Pollinator Diversity: Distribution, Ecological Function, and Conservation. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 48(1): 353-376.
- Ollerton, J. (2021). *Pollinators and Pollination: Nature and Society*. 1.ed. London: Pelagic Publishing Ltd. 289p.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*. 120(3): 321-326.
- Pina, W.C., Souza-Shibatta, L., Uemura, N., Gobatto, A.L., Freiria, G.A., Sofia, S.H. (2022). Male strategies and mating behavior in the Neotropical bee *Epicharis* (*Anepicharis*) *dejeanii* (Apidae: Centridini). *Journal of Apicultural Research*. 61(1): 138-146.
- Porto, R.G., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Viana, B.F., Peres, C.A., Lopes, A.V. (2021). Pollinator-dependent crops in Brazil yield nearly half of nutrients for humans and livestock feed. *Global Food Security*. 31: 100587.
- Possobom, C.C., Machado, S. R. (2018). Elaiophores in three Neotropical Malpighiaceae species: a comparative study. *Plant Systematics and Evolution*. 304: 15-32.
- Rabelo, L.S., Vilhena, A.M., Bastos, E.M., Aguiar, C.M., Augusto, S.C. (2015). Oil-collecting bee–flower interaction network: do bee size and anther type influence the use of pollen sources? *Apidologie*. 46: 465-477.
- Raw, A. (1992). Mate searching and population size of two univoltine, solitary species of the bee genus *Epicharis* (Hymenoptera) in Brazil with records of threats to nesting populations. *The Entomologist*. 111: 1-9.

- Renner, S.S., Schaefer, H. (2010). The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365(1539): 423-435.
- Reposi, S.D., Avalos, A.A., Gotelli, M.M., Aliscioni, S.S., Torretta, J.P. (2023). Reproductive biology of Malpighiaceae: How much do we know? *Plant Systematics and Evolution*. 309: 25.
- Requier, F., Pérez-Méndez, N., Andersson, G.K., Blareau, E., Merle, I., Garibaldi, L.A. (2022). Bee and non-bee pollinator importance for local food security. *Trends in Ecology & Evolution*. 38(2): 196-205.
- Rocha Filho, L.C., Silva, C.I., Gaglianone, M.C., Augusto, S.C. (2008). Nesting behavior and natural enemies of *Epicharis* (*Epicharis*) *bicolor* Smith 1854 (Hymenoptera Apidae). *Tropical Zoology*. 21(2): 227-242.
- Roig-Alsina, A. (1997). A generic study of the bees of the tribe Tapinotaspini, with notes on the evolution of their oil-collecting structures (Hymenoptera, Apidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*. 87: 3-21.
- Roubik, D.W., Michener, C.D. (1980). The Seasonal Cycle and Nests of *Epicharis zonata*, a Bee Whose Cells are below the Wet-Season Water Table (Hymenoptera, Anthophoridae). *Biotropica*. 12(1): 56-60.
- Rozen Jr., J.G. (2016). Nesting biology of the solitary bee *Epicharis albofasciata* (Apoidea: Apidae: Centridini). *American Museum Novitates*. 3869: 1-8.
- Rozen Jr., J.G. (2017). Larval Anatomies, Eggs, and Developmental Biologies of *Centris bicornuta* and *Epicharis albofasciata* (Apoidea: Apidae). *American Museum Novitates*. 2017(3879): 1-20.
- Sazan, M.S., Bezerra, A.D.M., Freitas, B.M. (2014). Oil collecting bees and *Byrsonima cydoniifolia* A. Juss. (Malpighiaceae) interactions: the prevalence of long-distance cross pollination driving reproductive success. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 86(1): 347-358.
- Sigrist, M.R., Sazima, M. (2004). Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany*. 94(1): 33-41.

- Smith, M.R., Singh, G.M., Mozaffarian, D., Myers, S.S. (2015). Effects of decreases of animal pollinators on human nutrition and global health: a modelling analysis. *The Lancet*. 386(10007): 1964-1972.
- Tavares, P.R.A., Alves, V.V., Morais, G.A., Polatto, L.P., Dutra, J.C.S. (2018). Pollen Availability and Behavior of Visiting Bees of *Solanum lycocarpum* A. St. Hill (Solanaceae). *Entomological News*. 127(4): 375-385.
- Thiele, R., Inouye, B.D. (2007). Nesting Biology, Seasonality, and Mating Behavior of *Epicharis metatarsalis* (Hymenoptera: Apidae) in Northeastern Costa Rica. *Annals of the Entomological Society of America*. 100(4): 596-602.
- Uemura, N., Gobatto, A.L., Costa Pina, W., Ono, R.H., Sofia, S.H. (2021). Nest Structure, Seasonality and Female Behavior of *Epicharis (Anepicharis) dejeanii* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in a Restinga Ecosystem, in Southern Brazil. *Sociobiology*. 68(1): e5792.
- Uwingabire, Z., Gallai, N. (2024). Impacts of degraded pollination ecosystem services on global food security and nutrition. *Ecological Economics*. 217: 108068.
- Vilhena, A.M.G.F., Augusto, S.C. (2007). Polinizadores da aceroleira *Malpighia emarginata* DC (Malpighiaceae) em área de cerrado no Triângulo Mineiro. *Bioscience Journal*. 23(1): 14-23.
- Villamizar, G., Vivallo, F. (2024). Taxonomic revision of the oil-collecting bee subgenus *Epicharis (Epicharitides)* Moure, 1945 (Hymenoptera: Apidae), with the description of two new species. *European Journal of Taxonomy*. 928: 1-61.
- Vivallo, F. (2020a). Nesting behavior of the oil-collecting bee *Epicharis (Triepicharis) analis* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae) in an urban area of Rio de Janeiro, RJ, Brazil. *Journal of Apicultural Research*. 60(1): 135-142.
- Vivallo, F. (2020b). Nesting biology of the oil-collecting bee *Epicharis (Hoplepicharis) fasciata* (Hymenoptera: Apidae) in an urban area of Rio de Janeiro, RJ, Brazil. *Iheringia: Série Zoologia*. 110: e2020025.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P.K., de Souza, C.S., Ollerton, J., Rech, A.R., Sazima, M. (2018). Plant-Pollinator Networks in the Tropics: A Review. In: Dáttilo, W.; Rico-Gray, V. (eds.). *Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most*

- Species-Rich Habitats on Earth*. 1.ed. Cham: Springer International Publishing AG. p. 73-91.
- Vogel, S. (1974). Ölblumen und 6lsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt*. 7: 1-267.
- Vogel, S. (1989) Fettes Öl als Lockmittel- Erforschungder ölbietenden Blumen und ihrer Bestäuber. *In*: Deißler, J.; Meding, O.; Garth; A. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz*. Jubiläumsband. Stuttgart: Franz Steiner Verlag. pp.113–130.
- Werneck, H.A. (2012). *Biologia de nidificação, sazonalidade e inimigos naturais de Epicharis (Epicharoides) picta (Smith, 1874) (Apidae: Centridini) no município de Viçosa, MG Brasil*. Dissertação (Mestrado em Entomologia). Viçosa-MG, Universidade Federal de Viçosa, 119p.
- Werneck, H.A., Campos, L.A.O (2020). A study of the biology of *Epicharis (Epicharoides) picta* using emergence-traps. *Journal of Hymenoptera Research*. 80: 147-167.
- Werneck, H.A., Luz, C.F.P., Campos, L.A.O. (2015). Tipos polínicos coletados por *Epicharis (Epicharoides) picta* (Smith, 1874) (Apidae: Centridini) em um fragmento de Mata Atlântica. *In*: Aguiar, A.J.C., Gonçalves, R.B., Ramos, K.S. *Ensaio sobre as abelhas da Região Neotropical: homenagem aos 80 anos de Danuncia Urban*. 1.ed. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná-UFPR. p. 295-306.
- Werneck, H.A., Melo, G.A., Campos, L.A.O. (2012). First host record for the cleptoparasitic bee *Rhathymus friesei* Ducke (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*. 56(4): 519-521.

CAPÍTULO 1 - ECOLOGIA, BIOLOGIA E COMPORTAMENTO DE NIDIFICAÇÃO DE
***Epicharis (Epicharis) flava* (Apinae)**

RESUMO

Epicharis flava constitui um importante polinizador de plantas nativas e cultivadas na região neotropical. Contudo, pouco se sabe sobre ninhos naturais dessa espécie. Este estudo descreveu aspectos ecológicos, biológicos e comportamentais da nidificação de *E. flava* em uma agregação de ninhos localizada em uma área periurbana anteriormente coberta por Floresta Estacional Semidecidual. Durante o estudo, realizado de agosto de 2023 a julho de 2024, a extensão da agregação de ninhos abrangia 500 m². O solo na área de agregação era composto por areia (836 g/dm³), argila (31 g/dm³) e silte (133 g/dm³), com os ninhos escavados em um barranco. As fêmeas escavaram túneis com entradas de diâmetro médio de $1,37 \pm 0,15$ cm e comprimento médio de $19,55 \pm 13,82$. Os túneis podem ser únicos, ramificados e conter mais de uma entrada. As entradas dos ninhos foram distribuídas de forma agregada, com densidade média de $13,5 \pm 6,3$ ninhos/m². As fêmeas construíram de uma a três células de cria sequenciais, além de células justapostas. O comprimento médio das células foi de $2,73 \pm 0,21$ cm, com diâmetro mínimo médio de $1,44 \pm 0,12$ cm e diâmetro máximo médio $1,75 \pm 0,1$ cm. O volume médio das células foi $6,70 \pm 1$ cm³, e o diâmetro médio dos opérculos de $1,15 \pm 0,07$ cm. As células em que emergiram fêmeas eram maiores do que as de machos. Os imaturos se desenvolveram em um tempo mínimo de 47 dias. Nove espécies de inimigos naturais foram observadas entrando ou saindo dos ninhos: *Tetraonyx sexguttatus*, *Tetraonyx* sp., *Physocephala* spp., *Mesoplia rufipes*, *Rhathymus bicolor*, *Hoplomutilla spinosa*, *Traumatomutilla inermis*, além de aves *Tyrannus melancholicus* que predavam fêmeas em atividade na agregação. A fenologia da nidificação apresentou atividade constante ao longo do ano, mas foi sazonal, com picos de atividade em março e novembro ($p = 0,00210$). Na agregação, as fêmeas desempenharam atividades de nidificação, enquanto os machos se dispersaram após a emergência. A nidificação compreendeu quatro etapas principais: (I) seleção do local, (II) escavação do túnel, (III) construção e (IV) provisão de células de cria. Durante a provisão das células, foram observadas duas e três fêmeas compartilhando a mesma entrada de ninho. Os voos para coleta de recursos florais (óleo, óleo+pólen, pólen) começaram antes das 7 horas, sendo mais frequentes entre 8 e 11 horas (50,47%) e diminuindo a partir das 14 horas. A duração dos voos de forrageio ($p = 0,00513$) e o tempo de permanência nos ninhos ($p = 2,261e-10$) diferiram de acordo com o recurso coletado, com as fêmeas gastando mais tempo para coletar óleo+pólen e permanecendo mais tempo dentro do ninho após viagens de coleta de óleo floral, em comparação aos demais recursos. Os resultados deste estudo fornecem informações inéditas sobre a ecologia, biologia e comportamento e de nidificação de *Epicharis flava*. O compartilhamento de entradas de ninhos e a atividade fenológica ao longo do ano diferem de outras espécies do gênero, o que pode contribuir para futuras discussões sobre a evolução do comportamento de nidificação em abelhas *Epicharis*.

Palavras-chave: Epicharitini, arquitetura do ninho, fenologia da nidificação, inimigos naturais, comportamento de forrageamento das fêmeas.

ABSTRACT

Epicharis flava are essential pollinator of native and cultivated plants in the Neotropical region. However, their nesting behavior remains poorly understood. This study investigated the ecological, biological, and behavioral aspects of nesting in *E. flava* within a nest aggregation located in a peri-urban area formerly covered by Semi-Deciduous Seasonal Forest. During the study, conducted from August 2023 to July 2024, the nest aggregation covered an area of 500 m². The soil composition in the aggregation area was 836 g/dm³ of sand, 31 g/dm³ of clay, and 133 g/dm³ of silt, with nests dug into a bank. Females excavated tunnels with an average entrance diameter of 1.37 ± 0.15 cm and an average tunnel length of 19.55 ± 13.82 cm. These tunnels could be single, branched, and contain more than one entrance. Nest entrances were distributed in an aggregated pattern, with an average density of 13.5 ± 6.3 nests/m². Females constructed one to three sequential brood cells, as well as juxtaposed cells. The average cell length was 2.73 ± 0.21 cm, with a minimum average diameter of 1.44 ± 0.12 cm and a maximum average diameter of 1.75 ± 0.1 cm. The average cell volume was 6.70 ± 1 cm³, and the average operculum diameter was 1.15 ± 0.07 cm. Cells from which females emerged were larger than those from which males emerged. Immatures developed in a minimum of 47 days. Nine species of natural enemies were observed entering or exiting the nests, including *Tetraonyx sexguttatus*, *Tetraonyx* sp., *Physocephala* spp., *Mesoplia rufipes*, *Rhathymus bicolor*, *Hoplomutilla spinosa*, and *Traumatotilla inermis*, along with *Tyrannus melancholicus* birds preying on active females within the aggregation. Nesting phenology showed consistent activity throughout the year but was seasonal, with activity peaks in March and November ($p = 0.00210$). Within the aggregation, females engaged in nesting activities while males dispersed after emergence. Nesting comprised four main stages: (I) site selection, (II) tunnel excavation, (III) construction, and (IV) provisioning of brood cells. During provisioning, two to three females were observed sharing the same nest entrance. Foraging flights for floral resources (oil, oil + pollen, pollen) began before 7 a.m., with peak frequency between 8 and 11 a.m. (50.47%), decreasing after 2 p.m. The duration of foraging flights ($p = 0.00513$) and the time spent inside the nests ($p = 2.261e-10$) varied with the collected resource, with females spending more time collecting oil + pollen and staying longer inside the nest after floral oil collection compared to other resources. This study provides new data on the ecology, biology, and nesting behavior of *E. flava*. The sharing of nest entrances and year-round phenological activity differentiate this species from others in the genus, contributing to discussions on the evolution of nesting behavior in *Epicharis* bees.

Keywords: Epicharitini, nest architecture, nesting phenology, natural enemies, female foraging behavior.

1.1 INTRODUÇÃO

Abelhas que nidificam no solo selecionam locais para a construção dos seus ninhos com base em fatores abióticos e bióticos, como cobertura vegetal, temperatura, umidade, propriedades físico-químicas do solo, proximidade com recursos florais e de nidificação, além da presença de inimigos naturais e coespecíficos (Harmon-Threatt, 2019; Antoine e Forrest, 2021). No caso de coespecíficos, múltiplos indivíduos podem estabelecer seus ninhos em proximidade, levando à formação de agregações. Essas agregações atuam como uma estratégia adaptativa, possivelmente como uma forma de defesa coletiva contra inimigos naturais, de maximização no uso de recursos, ou de fidelidade ao local do ninho natal (revisado por Rosenheim, 1990).

Entre as espécies de abelhas que exibem o comportamento de nidificação agregada estão as abelhas coletoras de óleo do gênero *Epicharis* Klug, 1807 (Gaglianone, 2005). Estas abelhas apresentam comportamento solitário, no qual cada ninho é construído e ocupado por uma única fêmea (Danforth *et al.*, 2019). A construção de ninhos ocorre principalmente em solos arenosos (Gaglianone, 2005; Werneck e Campos, 2020) e envolve etapas como a escavação de túneis, a construção de células de cria e voos para a coleta de recursos florais (Camargo *et al.*, 1975; Gaglianone, 2005; Thiele e Inouye, 2007; Rozen, 2016; Dec e Vivallo, 2019; Martins *et al.*, 2019; Vivallo, 2020a, b; Uemura *et al.*, 2021). A nidificação das espécies estudadas segue um padrão sazonal, geralmente ocorrendo durante a estação quente e chuvosa, com a maioria das espécies exibindo um ciclo de vida de uma geração ao ano (Roubik e Michener, 1980; Gaglianone *et al.*, 2015; Werneck e Campos, 2020).

Das 38 espécies de *Epicharis* (Moure e Melo, 2023; Villamizar e Vivallo, 2024), *Epicharis (Epicharis) flava* Friese, 1900 se destaca por sua ampla distribuição geográfica na região neotropical (Moure e Melo, 2023) e por seu papel na polinização de plantas nativas (Boas *et al.*, 2003; Aguiar e Gaglianone, 2008; Gaglianone *et al.*, 2010; Bittencourt *et al.*, 2011; Benevides *et al.*, 2013; Tavares *et al.*, 2018) e cultivadas de alto valor econômico no Brasil (Vilhena *et al.*, 2007; Gaglianone *et al.*, 2010; Giannini *et al.*, 2020). Em áreas de Mata Atlântica, *E. flava* ocorre em diferentes fitofisionomias, como Floresta Ombrófila Densa (Brito e Sazima, 2012) e Floresta Semidecídua (Sigrist e Sazima, 2004; Aguiar e

Gaglianone, 2008; Benevides *et al.*, 2013), além de ambientes urbanos (Matos e Gaglianone, 2024).

Apesar da importância ecológica e econômica de *E. flava*, pouco se sabe sobre sua biologia, ecologia e comportamento de nidificação. Até o momento, informações sobre ninhos naturais dessa espécie são limitadas, com destaque para o estudo pioneiro de Camargo *et al.* (1975), que descreveram as formas imaturas, o comportamento reprodutivo das fêmeas e seu cleptoparasita *Rhathymus* sp. No entanto, outros aspectos, como a distribuição espacial, densidade e arquitetura dos ninhos, tempo de desenvolvimento dos imaturos, fenologia da nidificação, inimigos naturais adicionais e outros comportamentos de nidificação, ainda permanecem pouco compreendidos.

A escassez de informações a respeito de abelhas que nidificam no solo deve-se, em parte, à dificuldade de encontrar ninhos em ambientes naturais. No entanto, uma vez identificados os ninhos, torna-se possível o estudo detalhado desses locais e da história de vida das espécies (Antoine e Forrest, 2021). A investigação dos ninhos pode ser realizada por meio de técnicas de escavação (por exemplo: Marinho *et al.*, 2018), enquanto aspectos da história de vida podem ser abordados por meio de observações em campo (Altmann, 1974, 1984), envolvendo o monitoramento e a quantificação das atividades de nidificação.

Nesse contexto, este estudo busca responder às seguintes perguntas relativas à *E. flava*: (1) Qual é o padrão de distribuição espacial dos ninhos? (2) Qual é a arquitetura dos ninhos e das células de cria? (3) Qual é o tempo necessário para o desenvolvimento dos estágios imaturos? (4) Quais são os inimigos naturais que afetam a população na agregação de ninhos? (5) A fenologia de nidificação segue o padrão sazonal observado para outras abelhas do gênero? (6) Quais comportamentos são desempenhados por fêmeas e machos na agregação? A pergunta (5) visa testar a hipótese de que *E. flava* apresenta uma atividade de nidificação sazonal, conforme o padrão conhecido para o gênero. As demais perguntas são de caráter descritivo e busca detalhar aspectos da biologia, ecologia e comportamento de nidificação da espécie.

1.2 OBJETIVOS

Este estudo tem como objetivo geral descrever aspectos da ecologia e da biologia de nidificação de *Epicharis flava* em uma agregação natural de ninhos. Para isso, foram traçados os seguintes objetivos específicos:

- a. Detectar o padrão de distribuição espacial das entradas de ninhos na agregação;
- b. Descrever a arquitetura dos ninhos, incluindo as células de cria;
- c. Identificar o tempo necessário para o desenvolvimento de estágios imaturos;
- d. Descrever a guilda de inimigos naturais na agregação;
- e. Investigar a fenologia de nidificação da espécie;
- f. Descrever comportamentos de fêmeas e machos na agregação.

1.3 MATERIAIS E MÉTODOS

1.3.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em uma **Agregação de ninhos de *Epicharis flava*** localizada na Área de Proteção Ambiental (APA) da Lagoa de Cima (21°46'42"S, 41°31'13"W). Esta APA está situada a aproximadamente 28 km do centro urbano do município de Campos dos Goytacazes, no norte do estado do Rio de Janeiro, região sudeste do Brasil (**Figura 1.1**). Embora sob proteção ambiental, a APA não possui um Plano de Manejo sustentável desde sua criação em 1992. Como resultado, a área sofreu modificações a partir da degradação dos recursos naturais, o que levou ao predomínio de pastagens e práticas agrícolas na cobertura e uso do solo (Rezende *et al.*, 2006; **Figura 1.1**).

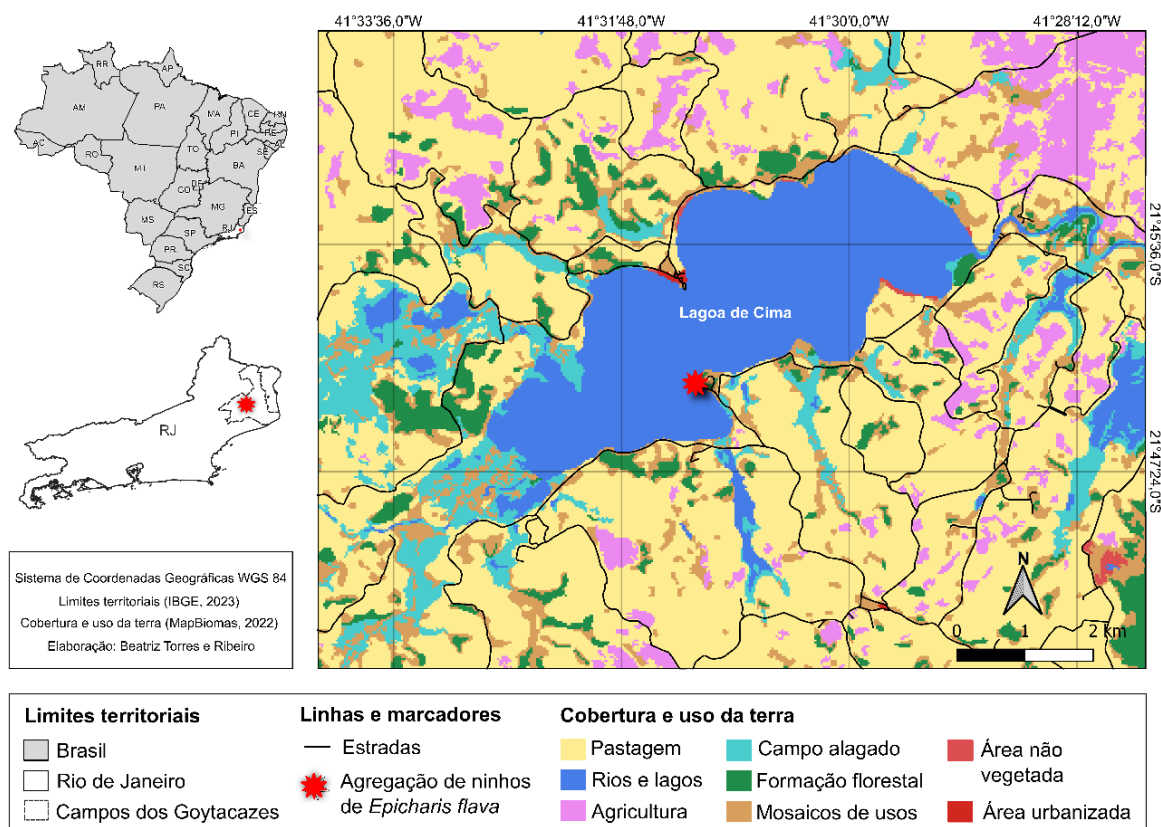


Figura 1.1. Cobertura e uso da terra (Souza *et al.*, 2020; MapBiomas, 2022) da área de estudo com indicação da localização da agregação de ninhos de *Epicharis flava*.

Na região da APA Lagoa de Cima, a vegetação varia de áreas abertas com plantas herbáceas em afloramentos rochosos a pequenos fragmentos de floresta (Rezende *et al.*, 2006). Encontram-se fitofisionomias de Mata Atlântica, incluindo Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Estacional Semidecidual, sendo esta última predominante na área do estudo (Luz *et al.*, 1999). A Floresta Estacional Semidecidual é caracterizada por uma estação seca bem definida, que resulta na perda de 20% a 50% da folhagem da cobertura florestal devido à baixa umidade do solo (IBGE, 2012).

O clima da região apresenta um inverno seco e um verão chuvoso, com a precipitação concentrada durante a estação chuvosa, que ocorre de outubro a março. Dados da estação meteorológica A607, localizada no município de Campos dos Goytacazes, RJ (INMET, 2024; **Figura 1.2**), indicam que, entre agosto de 2022 e julho de 2023, a precipitação total foi de 1263,8 mm, dos quais 77,78% ocorreram durante a estação chuvosa. Durante esse período, as temperaturas variaram entre 12,1 °C e 37,8 °C. No ano seguinte, de agosto de 2023 a julho de 2024, a

precipitação total foi de 947,8 mm, com 71,32% do volume concentrado na estação chuvosa, e temperaturas variando de 13,5 °C a 40,6 °C.

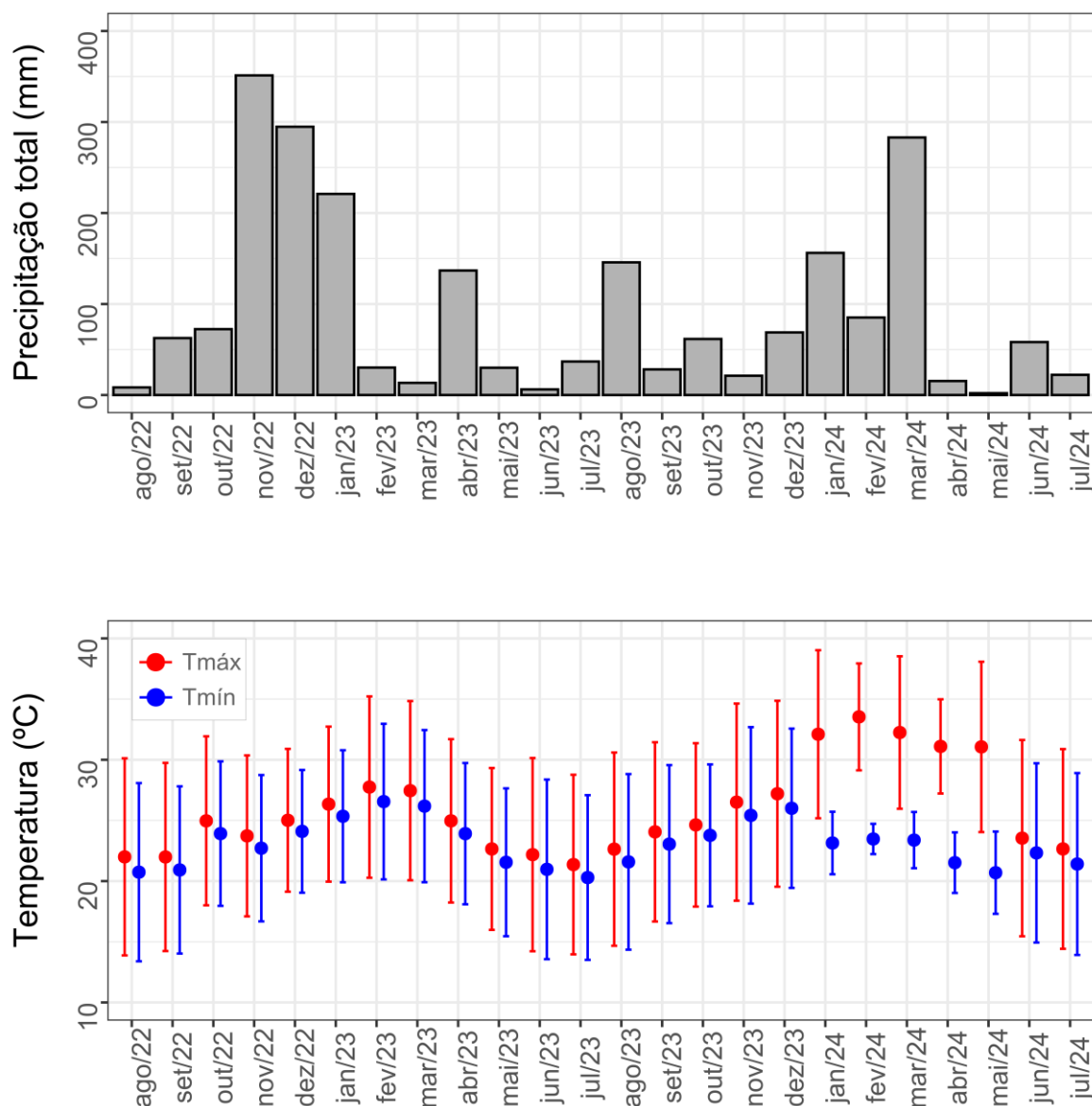


Figura 1.2 Dados da estação meteorológica A607 (INMET, 2024): (A) Precipitação total e (B) temperaturas mínimas e máximas registradas no período de agosto de 2022 a julho de 2024 no município de Campos dos Goytacazes, RJ.

1.3.2 Agregação de ninhos de *Epicharis flava*

A agregação de ninhos de *Epicharis flava* está localizada em uma área privada dentro da Área de estudo. Essa área privada é caracterizada por edificações, fluxo diário de pessoas e veículos, além de estar próxima a uma porção aluvial da Lagoa de Cima. A agregação foi registrada pela primeira vez em 2004

(Gaglianone, comunicação pessoal) e atualmente ocupa uma área de aproximadamente 500 m², com ninhos construídos em um barranco de solo composto por areia (836 g/dm³), argila (31 g/dm³) e silte (133 g/dm³). Acima e ao redor do barranco, há vegetação que proporciona sombra parcial ao longo do dia (Figura 1.3).



Figura 1.3 Área de agregação de ninhos de *Epicharis flava*, com setas indicando o barranco onde a agregação foi estabelecida.

1.3.3 Coleta de dados

1.3.3.1 Distribuição espacial de entradas de ninhos

As entradas de ninhos visíveis na agregação foram classificadas como “ativas” e “inativas”. As entradas ativas tiveram a confirmação de uso pelas fêmeas por observação direta da: (1) entrada de fêmeas nos ninhos transportando recursos em suas escopas; (2) presença de fêmeas escavando e; (3) entrada e permanência de fêmeas nos ninhos. Os ninhos classificados como inativos foram aqueles observados sem atividade de fêmeas.

Para determinar o padrão de distribuição espacial das entradas de ninhos foi selecionada uma área com 34 m² dentro da agregação. A acessibilidade para realizar a amostragem e a baixa interferência humana, no sentido de uso da área, foram os critérios utilizados para a seleção desta área amostral. Nesta área, foram estabelecidas parcelas com dimensões de 2 m x 2 m (4 m²), sistematicamente espaçadas a 1 m de comprimento entre si, totalizando seis unidades amostrais (UAs). Após o estabelecimento das parcelas, as entradas de ninhos foram contabilizadas e mapeadas em um plano cartesiano, tomando-se distâncias de altura e comprimento de um ponto inicial no barranco. Essa amostragem ocorreu em um único dia em dezembro de 2022 e foi utilizada para determinar a distribuição espacial das entradas de ninhos na agregação.

1.3.3.2 Arquitetura de ninhos e células de cria

Para a análise da arquitetura de ninhos, o diâmetro das entradas foi mensurado com um paquímetro digital (Inox 0-150 mm Lotus Plus). A arquitetura interna foi obtida por meio de um tubo de silicone de 1,2 cm de diâmetro e 2 m de comprimento, inserido na entrada do ninho e conduzido para o interior do túnel (adaptado de Marinho *et al.*, 2018). Em seguida, o solo ao redor do tubo foi escavado, permitindo a análise do comprimento e direção do túnel do ninho.

Em novembro de 2022 e novamente em dezembro de 2023, após fortes chuvas, parte da agregação foi afetada por um deslizamento de terra, expondo uma grande quantidade de células de cria. Esses acontecimentos possibilitaram a coleta de 113 células, que foram transportadas para o Setor de Ecologia Experimental (LCA/CBB/UENF) para análise e medição. Para que uma célula fosse incluída nas medições, o critério estabelecido foi que as suas paredes estivessem íntegras até a altura do opérculo, mesmo que algumas já estivessem sem opérculo e preenchidas com solo.

Com o auxílio de um paquímetro digital, as células foram mensuradas quanto ao comprimento, diâmetros mínimo e máximo, diâmetro do opérculo e espessura da parede. Posteriormente, o volume máximo foi determinado através da fórmula $V = \pi R^2 h$, onde V representa o volume máximo da célula; π é a constante matemática aproximadamente igual a 3,14; R é o raio do diâmetro máximo; e h é o comprimento da célula de cria da base até o opérculo. Ressalta-se que para a medição da espessura da parede, as células foram cuidadosamente escovadas para retirar todo o excesso de solo possível.

1.3.3.3 Estágios imaturos

As células de cria com opérculos foram abertas para visualização do conteúdo e aquelas que continham imaturos vivos foram acondicionadas em caixas fechadas, impossibilitando a entrada de luz, e mantidas à temperatura ambiente. Quando possível, os imaturos foram monitorados até atingirem o estágio adulto. Aqueles sobreviventes foram identificados quanto ao sexo e relacionados com o tamanho das células de cria de onde emergiram.

1.3.3.4 Inimigos naturais

Durante as atividades de campo para amostragem da fenologia e do comportamento de fêmeas na agregação, outros insetos observados entrando ou saindo dos ninhos foram interpretados como possíveis inimigos naturais. Os indivíduos dessas espécies foram coletados com rede entomológica, tubos plásticos ou pinça entomológica. Todos os espécimes coletados foram transportados para o Setor de Ecologia Experimental (UENF/CBB/LCA), onde foram montados para identificação no menor nível taxonômico possível. A identificação foi feita com base em chaves de identificação (Silveira *et al.*, 2002; Williams *et al.*, 2017) e comparação com a coleção de Insetos Polinizadores da UENF (CBB/LCA), onde os insetos foram depositados posteriormente.

1.3.3.5 Fenologia da nidificação

Para verificar a existência de sazonalidade na atividade de nidificação, uma área de 24 m² foi monitorada dentro da área estabelecida para amostragem da

distribuição espacial de ninhos. Nesta amostragem, toda a área foi classificada como uma unidade amostral única. A densidade de ninhos ativos foi registrada mensalmente, entre agosto de 2023 e julho de 2024. O registro foi realizado em um único dia de cada mês, no período de 8 às 12 horas, seguindo três etapas: (1) confirmação do uso dos ninhos pelas fêmeas, (2) marcação das entradas dos ninhos ativos com alfinetes coloridos, e (3) contagem do número de entradas marcadas. Ao final do período de 12 meses, essas contagens foram analisadas em conjunto para o entendimento da dinâmica na atividade de nidificação e da fenologia deste comportamento.

1.3.3.6 Comportamento de fêmeas e machos na agregação

O comportamento de fêmeas e machos foi observado de acordo com os princípios da amostragem *focal-animal sampling* (Altmann, 1974, 1984) e registrado por meio de filmagens, fotos e anotações. Para as fêmeas, os comportamentos relacionados à nidificação foram registrados de maneira geral, sendo que a frequência e duração dos voos para coleta de recursos, assim como o tempo de permanência no interior do ninho após a coleta, foram definidos como comportamentos-alvo e quantificados. No caso dos machos, os comportamentos foram registrados de forma geral, sem a definição de comportamentos-alvo específicos.

As observações foram realizadas na mesma área estabelecida para amostragem da fenologia da nidificação. Um único observador conduziu as observações e registros no período das 7h às 17h, durante três dias consecutivos (de 03 a 05 de dezembro) de 2022, e em dois períodos consecutivos no ano de 2023: dois dias (23 e 24 de novembro) e cinco dias (27 de novembro a 01 de dezembro), totalizando 10 dias de observação.

Os recursos transportados pelas fêmeas nas escopas para o interior dos ninhos foram visualmente identificados e classificados como óleo, pólen ou ambos. Entradas nos ninhos com escopas vazias foram classificadas como "ausência" de recurso. Para distinguir os indivíduos e os ninhos observados, as abelhas foram capturadas com uma rede entomológica e transferidas para um instrumento de contenção de abelhas. As fêmeas foram então marcadas com tintas não tóxicas (Posca Uniball®) de diferentes cores no mesossoma e soltas na área de agregação

no início do dia, antes das observações. A marcação das abelhas foi realizada uma única vez, com reaplicação da tinta somente se a marcação original desaparecesse. Após confirmar o ninho utilizado pela fêmea marcada, este ninho foi identificado com um alfinete colorido numerado.

1.3.4 Análise de dados

A análise dos dados foi realizada no programa R versão 4.3.1 (R Core Team, 2024). Para a preparação dos dados, todas as variáveis utilizadas foram corrigidas quanto às classes (numérico inteiro, numérico contínuo, categórico, fatorial, entre outros) através do pacote “*tidyverse*” (Wickham *et al.*, 2019). As análises descritivas foram geradas através do pacote “*summarytools*” (Comtois, 2022).

O padrão de distribuição das entradas de ninhos foi avaliado pelo índice de dispersão Razão Variância-Média (Clapham, 1936). O índice foi calculado pela fórmula: $I = s^2/\bar{X}$, onde s^2 é a variância amostral e \bar{X} é a média amostral. Assim, se $I = 1$, as entradas de ninhos têm distribuição aleatória; se $I > 1$, as entradas de ninhos têm distribuição agregada; e se $I < 1$, as entradas de ninhos têm distribuição uniforme. Para determinar a significância estatística do valor de I encontrado, foi usado o teste Qui-quadrado (X^2). Este teste é calculado pela fórmula: $X^2 = (n-1) \cdot (I-1)$, onde n é o número de parcelas e I é o valor do índice de dispersão encontrado. De acordo com a tabela de X^2 , o valor crítico correspondente a 5 graus de liberdade (seis parcelas menos um) para o nível de significância de 0,05 é de 11,07. Assim, se $X^2 \leq 11,07$, a distribuição espacial das entradas de ninhos é aleatória (H_0); se $X^2 > 11,07$, a distribuição espacial das entradas de ninhos difere de uma distribuição aleatória (H_1).

Para a análise da arquitetura dos ninhos e células de cria, foram estabelecidas as seguintes variáveis: diâmetro das entradas dos ninhos, comprimento dos túneis, comprimento das células de cria, diâmetro mínimo, diâmetro máximo, volume, espessura da parede e diâmetro do opérculo das células de cria. Para estas variáveis, procedeu-se com análises descritivas de amplitude, média e respectivos desvios-padrão. Por fim, gráficos do tipo histograma foram gerados para os dados das células de cria através do pacote “*ggplot2*” (Wickham, 2016). Para investigar se as dimensões das células de cria não diferem (H_0) ou diferem (H_1) quanto ao sexo, foram consideradas as variáveis de comprimento,

diâmetros mínimo e máximo, e o volume máximo das células de cria como medidas de interesse. Foram realizados testes de normalidade da distribuição, utilizando o teste de Shapiro-Wilk e a inspeção visual por meio de gráficos Q-Q plot com o pacote “*car*” (Fox e Weisberg, 2019). Além disso, o teste de Levene foi empregado para avaliar a homogeneidade das variâncias. Os resultados do teste de Levene indicaram que as variâncias eram estatisticamente iguais para o comprimento ($p = 0,2737$), diâmetro mínimo ($p = 0,4967$), diâmetro máximo ($p = 0,334$) e volume máximo ($p = 0,2252$). Portanto, a suposição de variâncias iguais foi atendida, permitindo a aplicação do teste t para amostras independentes. Após verificar a adequação dos pressupostos estatísticos, foram realizados testes paramétricos t independentes para comparar as médias das variáveis entre os grupos “fêmea” e “macho”. Por fim, gráficos do tipo boxplot foram gerados através do pacote “*ggplot2*” (Wickham, 2016).

Os insetos inimigos naturais coletados foram analisados quanto à composição, riqueza e abundância total e relativa.

Para a análise da fenologia de nidificação, a estimativa mensal da densidade dos ninhos ativos foi calculada através da soma do número de ninhos ativos dividida pela área total avaliada na agregação, expressa em ninhos/m². Para investigar se a densidade de ninhos permanece constante ao longo do ano (H_0) ou varia sazonalmente (H_1), os dados foram analisados em escalas circulares, compreendidas em um intervalo entre 0° e 360° ($0 \sim 2\pi$, em radianos) (Zar, 2010). Neste caso, cada mês corresponde a um arco de 30° em um ano que representa um círculo de 360° (janeiro = 0°, fevereiro = 30°, ..., dezembro = 330°). Para avaliar a adequação dos dados a uma distribuição normal circular, utilizou-se a distribuição de von Mises, juntamente com o Teste de Watson. Os resultados indicaram que os dados não seguem uma distribuição de von Mises ($W = 0,1186$; $p < 0,01$), sugerindo que a densidade dos ninhos não é uniformemente distribuída ao longo do ano. Por isso, a significância estatística foi avaliada utilizando o Teste de Hermans-Rasson (Landler *et al.*, 2018). Todas as análises e a criação de um histograma circular foram realizadas utilizando os pacotes “*CircMLE*” (Fitak e Johnsen, 2017; Landler *et al.*, 2019) e “*circular*” (Agostinelli e Lund, 2023).

Os padrões comportamentais das fêmeas na agregação de ninhos foram analisados por meio de estatística descritiva (médias e respectivos desvios-padrão). Para investigar se a duração dos voos para coleta de diferentes recursos

florais (óleo, pólen ou ambos) são iguais (H_0) ou diferentes (H_1), foi realizada a inspeção visual da normalidade dos resíduos por meio de gráficos Q-Q plot com o pacote “*car*” (Fox e Weisberg, 2019) e o teste de Bartlett para avaliar a homogeneidade das variâncias. Devido a não validação dos pressupostos estatísticos, foi realizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis. Do mesmo modo, para investigar se o tempo de permanência no interior dos ninhos após a coleta dos diferentes recursos florais são iguais (H_0) ou diferentes (H_1), também se procedeu com testes para validação dos pressupostos estatísticos de normalidade e homogeneidade das variâncias. Devido a não validação dos pressupostos estatísticos, também foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis para comparação das medianas. Posteriormente, foi realizado o teste de Dunn e ajuste dos valores de p com o método de Bonferroni, através do pacote “*rstatix*” (Kassambara, 2023) para identificar em quais grupos havia diferenças significantivas. Por fim, gráficos do tipo *boxplot* foram gerados através do pacote “*ggplot2*” (Wickham, 2016).

1.4 RESULTADOS

1.4.1 Distribuição espacial de entradas de ninhos

Na área total monitorada, de 24 m² da agregação, foram registradas 328 entradas de ninhos, sendo 94 entradas de ninhos ativos e 234 entradas de ninhos inativos (**Figura 1.4**). O padrão de distribuição espacial dessas entradas é agregado (Índice de dispersão = 11,60), com densidades que variam entre 6,25 e 21,75 (média \pm desvio padrão = 13,5 \pm 6,3) entradas de ninhos/m² (**Tabela 1.1**).

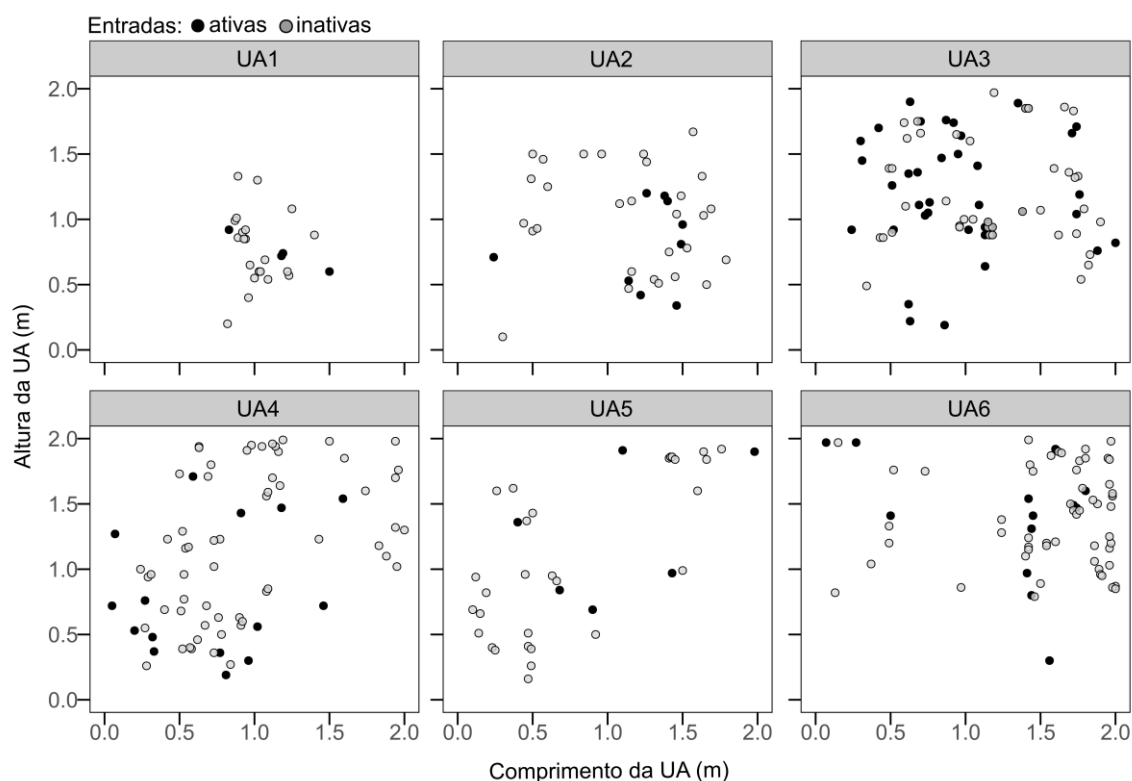


Figura 1.4 Distribuição espacial de entradas de ninhos de *Epicharis flava* em seis unidades amostrais (UA) estabelecidas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ.

Tabela 1.1 Densidade de entradas de ninhos de *Epicharis flava* por unidade amostral (UA), incluindo o número de entradas (N), densidade (N/m^2), variância (s^2), média (\bar{X}), índice de dispersão (I), padrão de distribuição espacial e o valor de qui-quadrado (χ^2) a uma significância de 0,05.

UA	N	N/m^2	\bar{X}	s^2	I	Padrão	χ^2
1	25	6,25	54,67	633,87	11,60	Agregado	57,98
2	38	9,5					
3	87	21,75					
4	74	18,5					
5	35	8,75					
6	69	17,25					

1.4.2 Arquitetura de ninhos e células de cria

Os ninhos de *E. flava* consistem em entradas circulares seguidas de túneis que conduzem às células de cria. As entradas possuíam diâmetro de 0,95 a 1,74 cm ($1,37 \pm 0,15$ cm; $n = 100$ entradas) e os túneis possuem comprimentos que variam de 7 a 44 cm ($19,55 \pm 13,82$ cm; $n = 18$ túneis). Foram observados ninhos com um único túnel ($n = 14$; **Figura 1.5 A**), com um túnel principal e uma ramificação mais longa que o túnel principal ($n = 2$; **Figura 1.5 B**) e com um único túnel após

duas entradas ($n = 2$; **Figura 1.5 C**). Em um caso particular, dois túneis conectados a duas entradas resultaram na formação de uma câmara (**Figura 1.5 D**).

Os túneis geralmente começavam em uma orientação horizontal a partir da entrada, podendo depois manter essa orientação ou seguir em direção diagonal. Nos ninhos em que foi possível observar a arquitetura completa, havia a presença de uma única célula de cria no final de cada túnel. As células de cria estavam dispostas em ângulos horizontais ou diagonais, seguindo a orientação dos túneis.

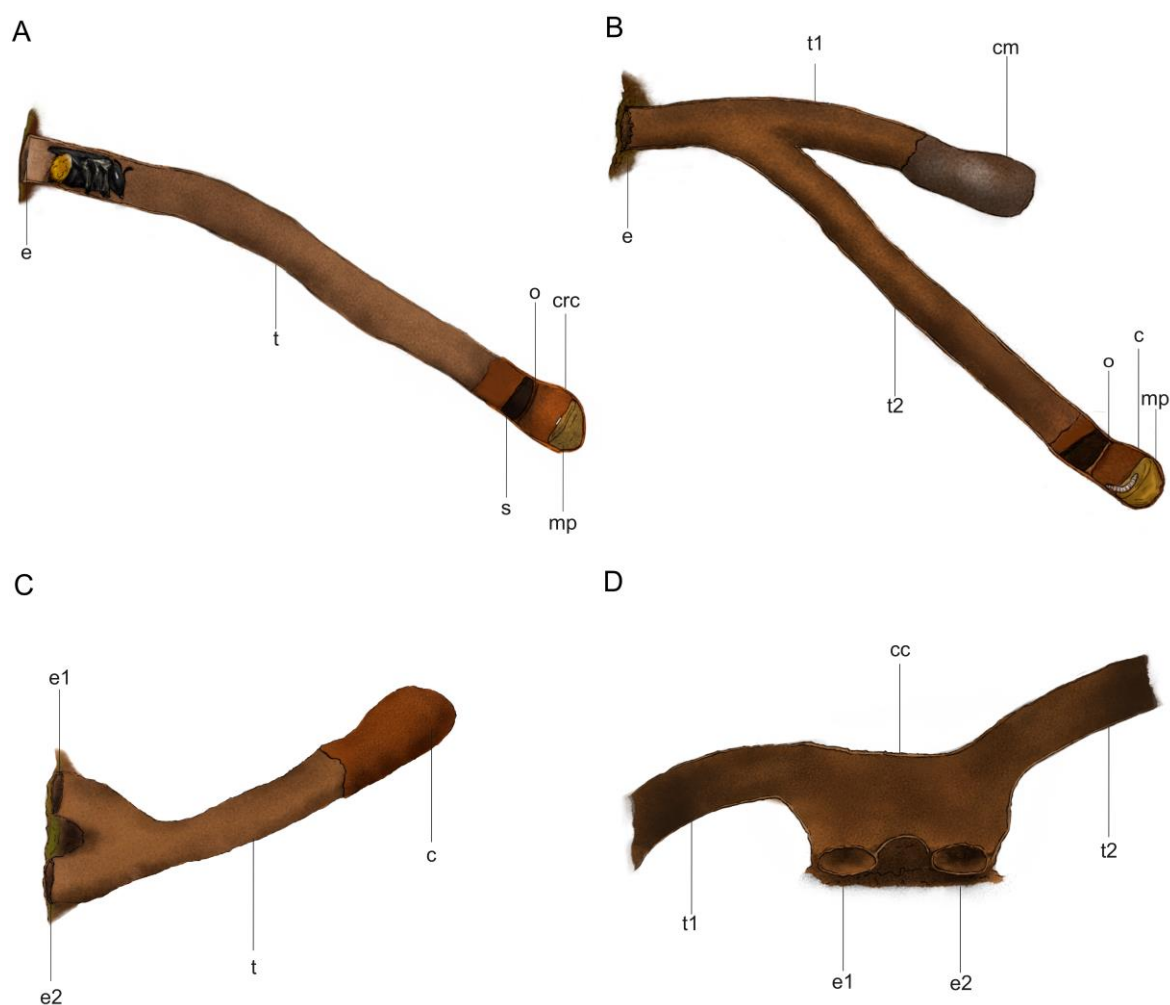


Figura 1.5 Representação das diferentes arquiteturas de ninhos de *Epicharis flava* analisadas em agregação localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: vista lateral do (A) ninho com túnel único e do (B) ninho ramificado; vista superior do (C) ninho com duas entradas e (D) dois túneis com duas entradas e uma câmara. Abreviações indicam: (e) entrada do túnel; (t) túnel aberto; (c) célula; (crc) célula de cria recém-construída; (cm) célula mofada; (s) solo; (o) opérculo; (mp) massa polínica. Elaboração artística: Beatriz Souza.

Das 113 células coletadas, 79 eram individuais; três, embora também individuais, apresentavam indícios de justaposição com outra célula; 18, igualmente

individuais, com indícios de terem feito parte de um conjunto de células sequenciais; cinco conjuntos de duas células sequenciais; e um conjunto de três células sequenciais (**Figura 1.6**). Entre as células sequenciais, havia espaços preenchidos com solo solto. As células têm forma cilíndrica, base arredondada e paredes curvadas que se estreitam perto do opérculo e se expandem logo após em um colarinho no final do túnel. O opérculo é circular, com uma superfície interna levemente côncava, caracterizado por um arranjo em espiral de textura áspera, onde o centro, de menor espessura, destaca-se por um pequeno círculo levemente proeminente. A superfície externa do opérculo é plana, com um sulco localizado em parte da extremidade ventral. As paredes das células, construídas com solo e óleo floral, possuem uma superfície interna lisa, revestida e de coloração marrom brilhante, contrastando com a superfície externa, que é áspera e opaca (**Figura 1.6**).

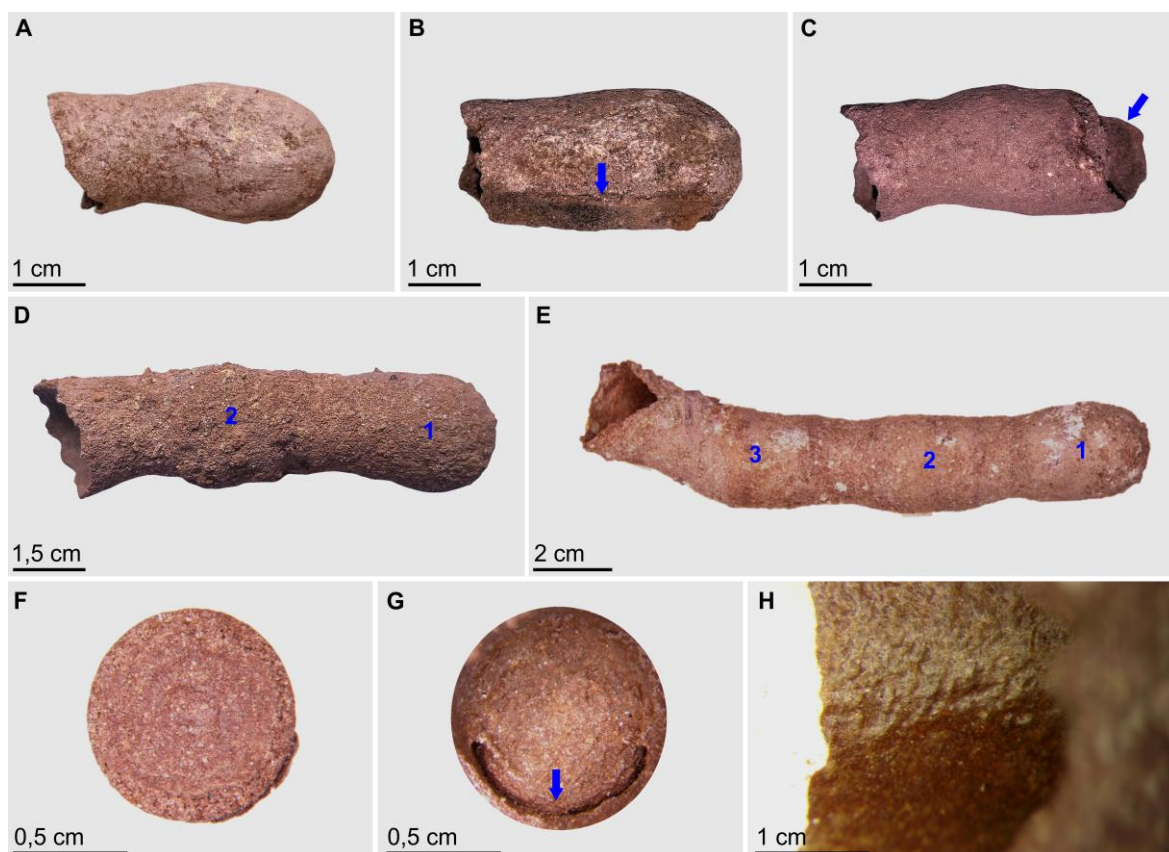


Figura 1.6 Arquitetura das células de cria de *Epicharis flava*: (A) Célula individual; (B) Célula individual com seta indicando as marcas de justaposição com outra célula; (C) Célula individual com seta indicando uma estrutura de conexão sequencial com outra célula; (D) Duas células em sequência; (E) Três células em sequência; (F) Superfície interna do opérculo; (G) Superfície externa do opérculo com seta indicando o sulco; (H) Superfície interna da parede da célula de cria.

As células de cria individuais apresentaram as seguintes medidas: comprimento da base até o opérculo de 1,83 a 3,22 cm ($2,73 \pm 0,21$; $n = 100$); diâmetro mínimo de 1,04 a 1,66 cm ($1,44 \pm 0,12$; $n = 100$); diâmetro máximo de 1,37 a 2,19 cm ($1,75 \pm 0,1$; $n = 100$); diâmetro dos opérculos de 0,94 a 1,34 cm ($1,15 \pm 0,07$; $n = 48$); volume de 3,87 a 11,77 cm³ ($6,70 \pm 1$; $n = 100$); e espessura da parede de 0,004 a 0,02 cm ($0,011 \pm 0,002$; $n = 100$) (**Figura 1.7**). Os conjuntos com duas células sequenciais apresentam, em média, $7,03 \pm 0,7$ cm de comprimento, e o conjunto com três células sequenciais 10,14 cm de comprimento.

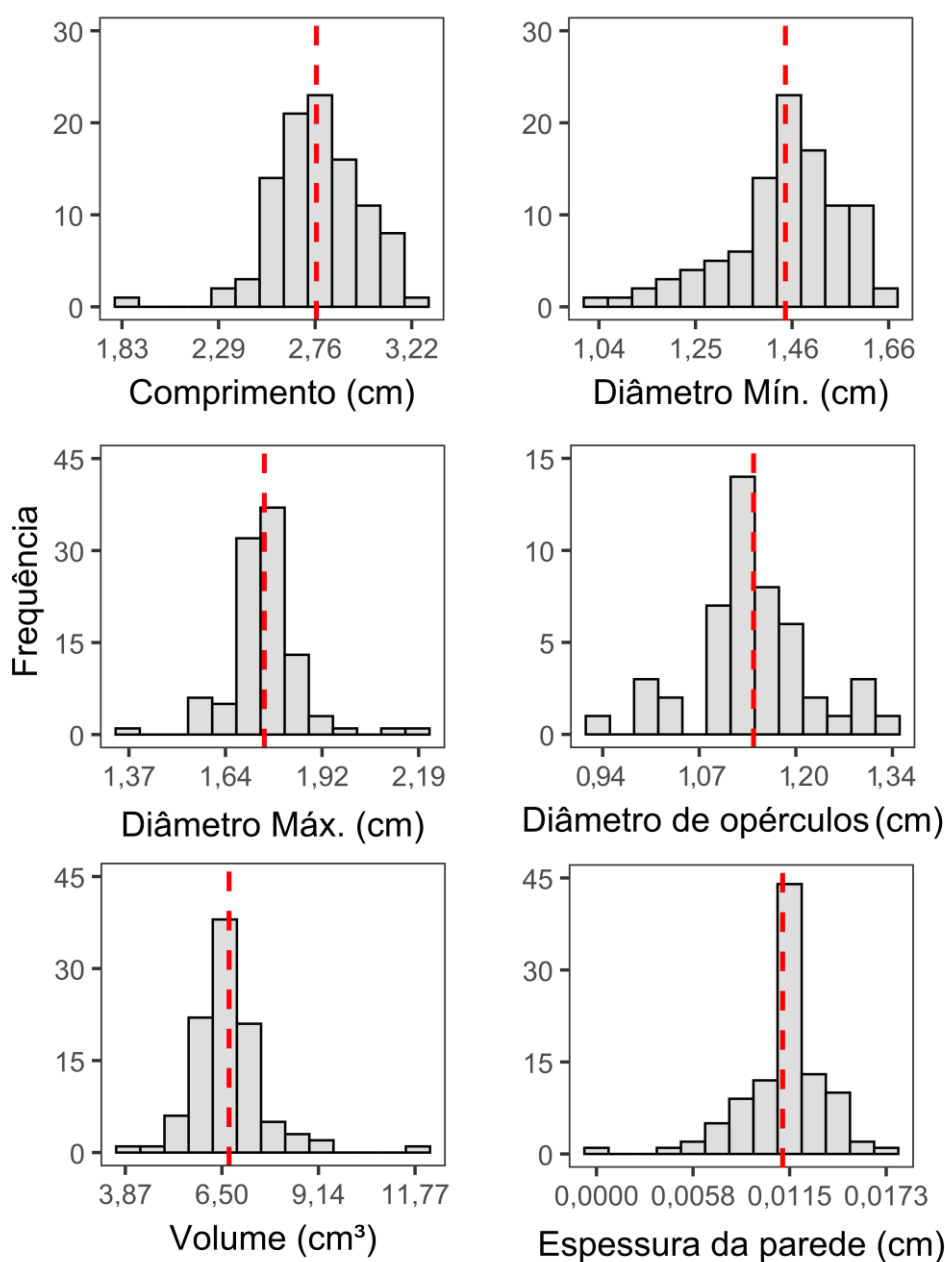


Figura 1.7 Frequência das dimensões das células de cria de *Epicharis flava*.

Foi possível identificar o sexo de indivíduos de 15 células, sendo seis fêmeas e nove machos. Os resultados do teste t indicaram que não há diferenças significativas entre os sexos para o comprimento ($t_{13}= 1,746$, $p= 0,1044$) e diâmetro mínimo ($t_{13}= 1,4096$, $p= 0,1821$) das células de cria. Contudo, há diferenças para o diâmetro máximo ($t_{13}= 2,93$, $p=0,01171$) e para o volume máximo ($t_{13}= 3,115$, $p= 0,008207$). Desse modo, as células de cria onde emergem as fêmeas possuem, em média, 0,06 cm a mais no diâmetro máximo e 0,76 cm³ a mais no volume máximo que as células onde emergem os machos (**Figura 1.8**).

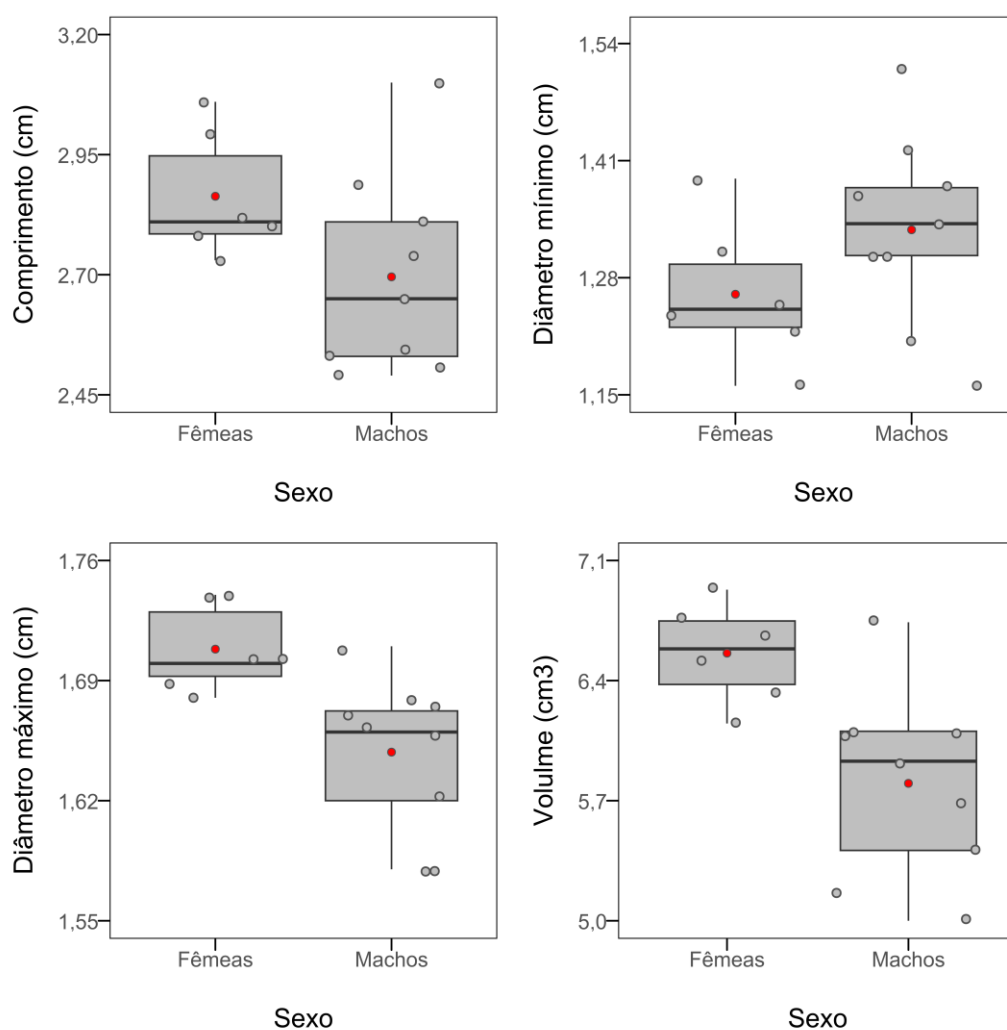


Figura 1.8 Dimensões das células de fêmeas e machos de *Epicharis flava*. Boxplots das análises do teste t independente para duas amostras com variâncias estatisticamente iguais. Círculos em cinza indicam a distribuição dos dados e círculos vermelhos indicam a média dos dados.

1.4.3 Conteúdo das células de cria

As 100 células de cria mensuradas possuíam em seu interior (**Figura 1.9**) as seguintes condições: massa polínica e imaturos vivos (n = 24); massa polínica e imaturos desidratados e mortos (n = 3); massa polínica e imaturos visivelmente contaminados por fungos e mortos (n = 16); adultos mortos (n = 3); larvas de besouros *Tetraonyx* sp. vivas (n = 2); e solo (n = 52).

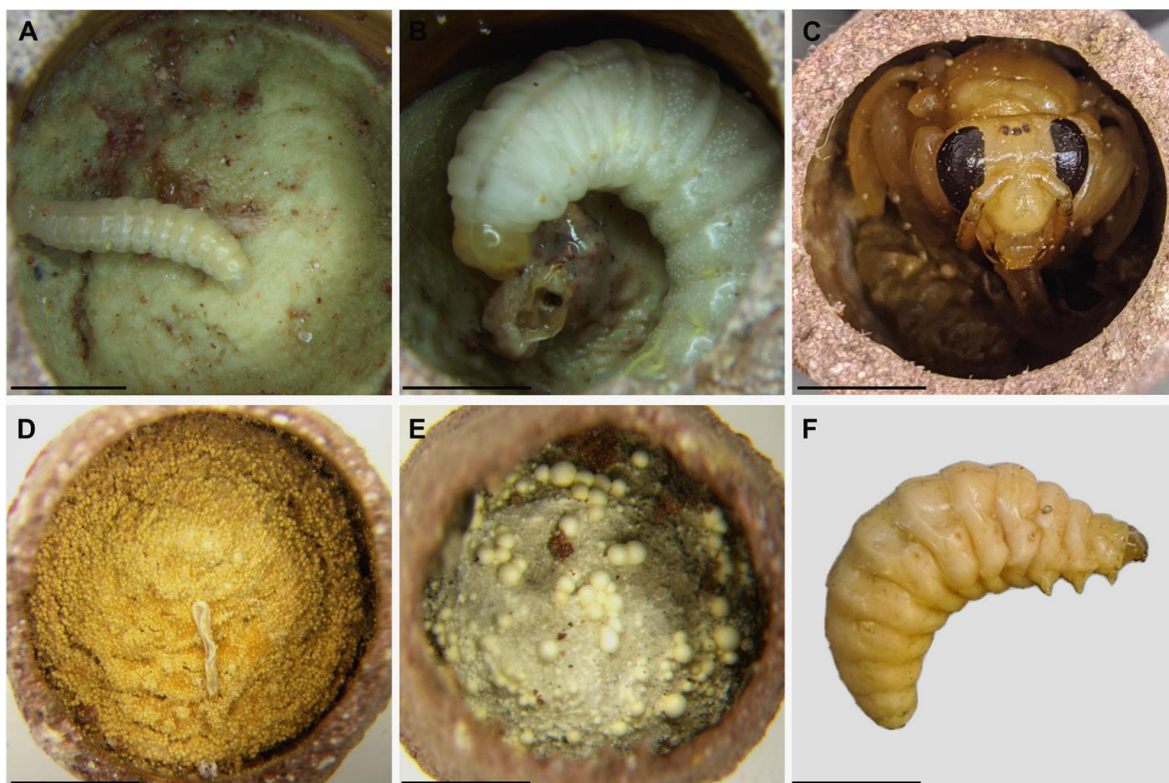


Figura 1.9 Conteúdo das células de cria de *Epicharis flava* coletadas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: (A-B) Larvas e (C) pupa vivas; (D) ovo e massa polínica desidratados; (E) alimento e larva contaminados por fungos; (F) larva de *Tetraonyx* sp. Barras de escala: 0,5 cm.

Em células com larvas em estágio de alimentação, foi comum observar ácaros caminhando sobre a parede interna das células e sobre seus corpos (**Figura 1.10**).

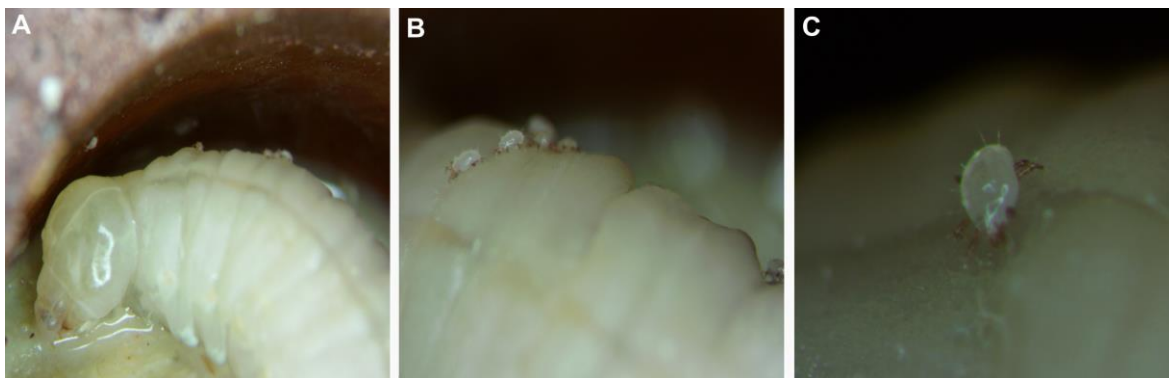


Figura 1.10 Ácaros caminhando sobre o corpo de um imaturo de *Epicharis flava* em estágio larval no interior da célula de cria.

1.4.4 Desenvolvimento de imaturos

Os ovos, de coloração esbranquiçada ($n = 2$; **Figura 1.11 A**), desenvolvem para larvas em fase de alimentação, também esbranquiçadas e que passam a ter o corpo intumescido (**Figura 1.11 B-C**). Na fase defecante, as larvas adquirem uma coloração amarelada e mantêm o corpo intumescido (**Figura 1.11 D**). Durante a fase pós-defecante, as larvas se desidratam, tornam-se flácidas e realizam a ecdise para o estágio pupal ($n = 10$; **Figura 1.11 E**). No estágio pupal, ocorre a diferenciação do exoesqueleto, com melanização e esclerotização do tegumento (**Figura 1.11 F-K**). Os machos completaram o desenvolvimento pupal até o estágio adulto entre 22 e 40 dias ($29,3 \pm 9,45$; $n = 3$ machos; **Figura 1.11 F-M**). Além disso, o desenvolvimento completo de larvas de segundo ínstar até o estágio adulto teve duração de 47 a 50 dias ($48,5 \pm 2,12$; $n = 1$ macho e 1 fêmea).



Figura 1.11 Estágios imaturos de *Epicharis flava*: (A) ovo; (B) larva de segundo ínstar; (C) larva de terceiro ínstar; (D) larva defecante; (E) larva pós-defecante; (F-K) pupas de um indivíduo macho em processo de melanização e esclerotização do tegumento; (L) indivíduo adulto macho.

1.4.5 Inimigos naturais

Em 148 horas de esforço amostral, foram amostradas nove espécies de insetos entrando ou saindo dos ninhos de *E. flava*. Entre todos os indivíduos coletados (**Tabela 1.2**), as espécies mais abundantes foram abelhas *Mesoplia rufipes* (25%; **Figura 1.12 F**) e besouros *Tetraonyx sexguttatus* (20,83%; **Figura 1.12 A**).

Tabela 1.2 Inimigos naturais de *Epicharis flava* registrados por evidências indiretas de entrada ou saída de ninhos em uma agregação localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ.

Ordem	Família	Espécie	Abundância	
			Total	%
Coleoptera	Meloidae	<i>Tetraonyx sexguttatus</i> (Olivier, 1795)	5	20,83
		<i>Tetraonyx</i> sp.	1	4,17
Diptera	Conopidae	<i>Physocephala</i> sp.1	2	8,33
		<i>Physocephala</i> sp.2	2	8,33
		<i>Physocephala</i> sp.3	2	8,33
Hymenoptera	Apidae	<i>Mesoplia rufipes</i> (Perty, 1833)	6	25
		<i>Rhathymus bicolor</i> Lepeletier e Serville, 1828	2	8,33
	Mutillidae	<i>Hoplomutilla spinosa</i> (Swederus, 1787)	1	4,17
		<i>Traumatomutilla inermis</i> (Klug, 1821)	3	12,5
Total		9	24	100%

Abelhas *Mesoplia rufipes* e *Rhathymus bicolor* sobrevoavam a agregação e entravam e saíam de ninhos rapidamente, mas não permaneciam na área por longos períodos. Indivíduos de *Physocephala* spp. foram vistos saindo dos túneis e parados em folhas na agregação até estenderem suas asas. De modo semelhante, indivíduos de *Tetraonyx* spp. saíam dos túneis e podiam permanecer na entrada dos ninhos ou caminhar de maneira lenta sobre a agregação por algum tempo antes de alçar voo.

Além dos insetos, aves da espécie *Tyrannus melancholicus* (Passeriformes, Tyrannidae) foram vistas capturando fêmeas em voo quando saíam ou retornavam aos ninhos (n = 4 observações).



Figura 1.12 Inimigos naturais de *Epicharis flava* encontrados entrando ou saindo de ninhos em uma agregação em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: (A) *Tetraonyx sexgutattus*; (B) *Tetraonyx* sp.; (C) *Physocephala* sp.1; (D) *Physocephala* sp.2; (E) *Physocephala* sp.3; (F) *Mesoplia rufipes*; (G) *Rhathymus bicolor*; (H) *Hoplomutilla spinosa*; (I) *Traumatomutilla inermis*. Barras de escala: 0,5 cm.

1.4.6 Outros artrópodes encontrados na agregação de ninhos

Vespas da família Crabronidae foram observadas nas entradas dos ninhos, onde permaneciam por longos períodos, sem realizar nenhum movimento. Formigas *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 e *Odontomachus haematodus* (Linnaeus, 1758), e diplópodes da superordem Juliformia, foram observados caminhando próximo aos ninhos ao longo de todo o período do estudo. Em novembro de 2022, um indivíduo do mesmo diplópode foi visto saindo dos ninhos e outro encontrado foi no interior de uma célula de cria (**Figura 1.13**).



Figura 1.13 Indivíduos de Juliformia (Diplopoda): (A) caminhando na área da agregação de ninhos; (B) saindo de um túnel de ninho; (C) no interior de uma célula de cria de *Epicharis flava* em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ. Barra de escala: 1 cm.

Em dezembro de 2023, abelhas coletoras de óleo *Centris (Centris) aenea* Lepeletier, 1841 e *Centris (Centris) spilopoda* Moure, 1969 foram vistas saindo de túneis, e *Epicharis (Epicharoides) albofasciata* Smith, 1874 sobrevoando entradas de ninhos (**Figura 1.14**).

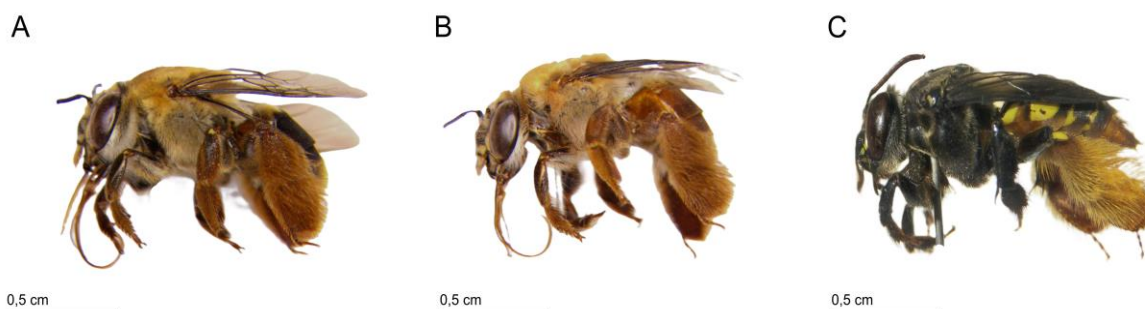


Figura 1.14 Outras espécies de abelhas coletoras de óleo amostradas na agregação de ninhos de *Epicharis flava* localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: (A) *Centris aenea*; (B) *Centris spilopoda* e (C) *Epicharis albofasciata*.

1.4.7 Fenologia da nidificação

As fêmeas construíram ninhos em todos os 12 meses do ano, no período do estudo (**Figura 1.15**), com densidade variando entre 0,58 e 7,29 ninhos ativos/m² (média = $3,42 \pm 2,18$). De modo geral, houve um primeiro aumento na atividade de nidificação que se iniciou em agosto e atingiu o pico em novembro, seguido de uma queda de dezembro a janeiro (**Figura 1.15**). Em fevereiro, observou-se novamente um aumento na densidade de ninhos, com um pico em março, seguido de uma queda contínua até julho (**Figura 1.15**). Assim, as maiores densidades de ninhos foram observadas em novembro de 2023 e março de 2024, com 7,29 e 6,13 ninhos ativos/m², respectivamente, enquanto as menores densidades foram registradas em julho e agosto de 2024, com 0,58 e 1 ninho ativo/m², respectivamente. O teste de Hermans-Rasson indicou que a atividade de nidificação de *E. flava* é sazonal ($T = 10,90513$, $p = 0,00210$).

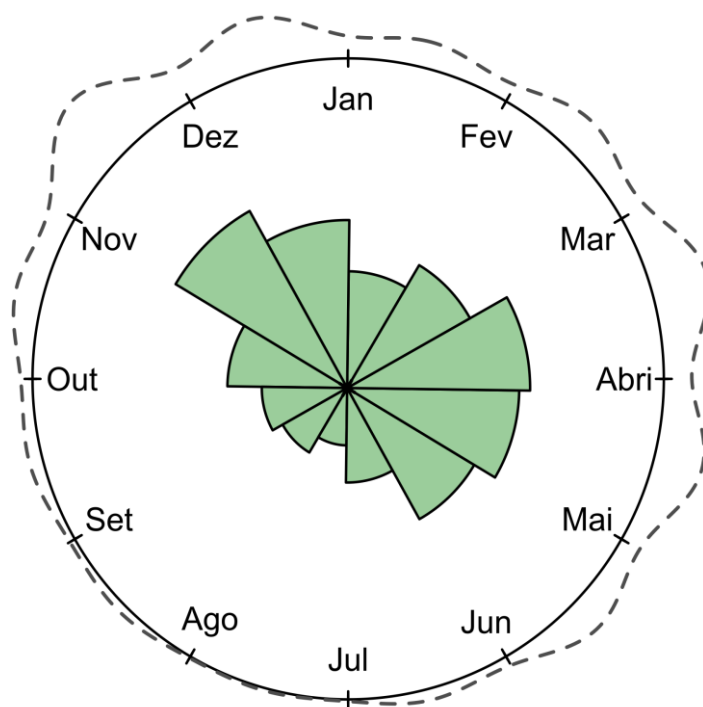


Figura 1.15 Distribuição circular da atividade de nidificação de *Epicharis flava* ao longo do ano (agosto/2023 a julho de 2024) em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ. Os histogramas circulares representam o número absoluto de ninhos ativos em 24 m². As linhas tracejadas representam a tendência de distribuição dos dados.

1.4.8 Comportamento de fêmeas na agregação de ninhos

As fêmeas foram observadas desempenhando atividades de nidificação na agregação, enquanto os machos eram vistos apenas saindo dos túneis. A nidificação consistia em quatro etapas principais: (1) seleção do local (**Figura 1.16 A-C**), (2) escavação do túnel (**Figura 1.16 D-F**), (3) construção e (4) provisão das células de cria (**Figura 1.16 G-H**). Em algumas ocasiões, as fêmeas eram vistas retirando partículas de solo da entrada do ninho e empurrando-as para o interior (**Figura 1.16 J-L**). Essas atividades ocorriam até mesmo em dias com chuva leve, incluindo voos para coleta de recursos, como observado em um dia de temperatura média máxima de 23,51 °C e a mínima de 22,83 °C, e precipitação total de 9,6 mm, por exemplo.

As fêmeas foram vistas tanto escavando novos túneis quanto reutilizando túneis previamente escavados (**Figura 1.16 D**). As fêmeas que optavam por reutilizar túneis, inspecionavam diferentes túneis várias vezes ao dia (**Figura 1.16 A-C**). Após selecionar um túnel, a fêmea iniciava a escavação, mesmo que o ninho já estivesse escavado. Durante a escavação, conforme o túnel se aprofundava, a fêmea removia o solo escavado arrastando-o sob o corpo e, com as pernas médias e posteriores, jogava-o para fora, formando um rastro de solo na entrada do ninho (**Figura 1.16 F**). As fêmeas interrompiam a escavação e realizavam voos sequenciais para coleta de óleo floral e, ocasionalmente, retomavam a escavação, possivelmente quando iniciam a construção das células de cria. Durante a provisão das células, as fêmeas entravam nos ninhos transportando óleo+pólen ou pólen nas escopas (**Figura 1.16 G-I**).

Em geral, havia apenas uma fêmea trabalhando em cada ninho. Contudo, também foram observadas duas ($n = 8$) e três fêmeas ($n = 2$) compartilhando a mesma entrada de ninho. Nestes casos, as fêmeas não exibiam qualquer sinal de defesa ou intolerância umas com as outras.



Figura 1.16 Nidificação de *Epicharis flava* em agregação de ninhos localizada em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ: (A-C) fêmea selecionando o local de nidificação; (D-E) fêmea escavando o ninho; (F) ninho escavado; (G) fêmeas entrando nos ninhos transportando óleo+pólen, (H) óleo e (I) pólen nas escopas; (J) fêmea removendo e (K-L) conduzindo solo para o interior do ninho. Os círculos nas cores rosa claro e verde são alfinetes utilizados para a marcação dos ninhos ativos.

1.4.9 Atividade de forrageio de fêmeas

Em 100 horas de esforço amostral, foram registradas 214 atividades de voo realizadas por 29 fêmeas. Destas atividades, 127 eram coletas de óleo, 27 de óleo e pólen, 32 de pólen, e 28 não envolveram transporte de recursos nas escopas. As atividades ocorreram com maior frequência durante as manhãs, com 50,47% das atividades concentradas entre 8h e 11h (**Figura 1.17**). Nesse período, observaram-se picos de atividade, com mais de um pico registrado apenas para a coleta de óleo floral (**Figura 1.17; Tabela 1.3**).

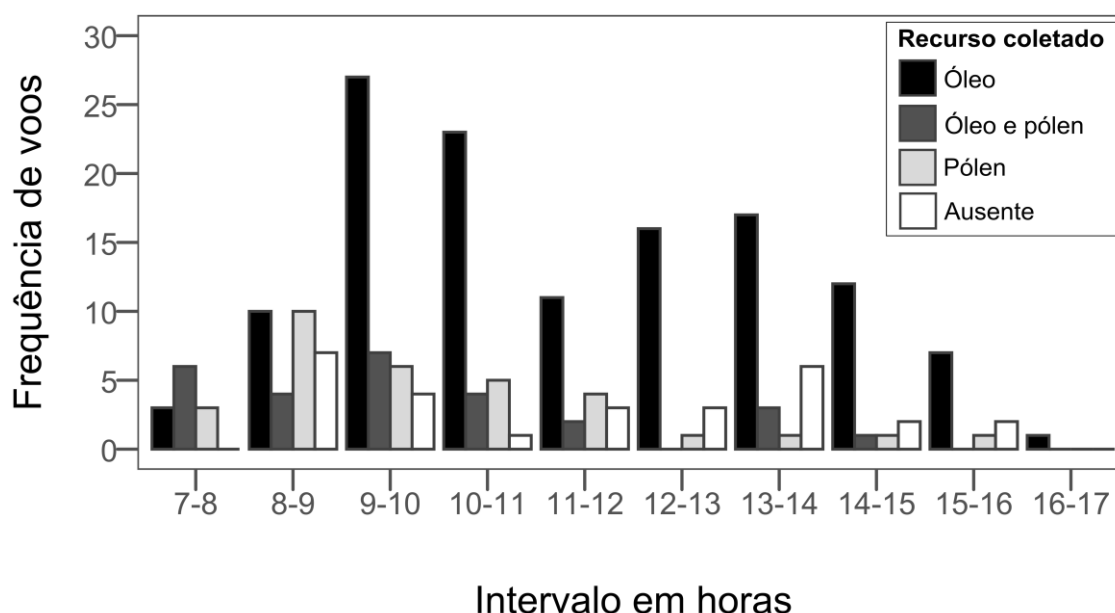


Figura 1.17 Frequência absoluta de entradas de fêmeas de *Epicharis flava* nos ninhos com recursos florais presentes e ausentes nas escopas em uma agregação em área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ.

Os voos para a coleta combinada de óleo e pólen tiveram maior tempo de duração, seguido da coleta de óleo, de pólen e voos que não envolveram a coleta de recursos. Quando as fêmeas retornavam aos ninhos após estes voos, permaneciam por mais tempo no interior do ninho após a coleta de óleo floral (**Tabela 1.3**).

Tabela 1.3 Tempo de atividade das fêmeas de *Epicharis flava* para diferentes recursos coletados e transportados nas escopas em uma área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ. Para cada recurso, são indicados o horário de pico de atividade, a duração dos voos e o tempo de permanência no ninho após a coleta do recurso (em minutos). Valores em parênteses indicam a média, o desvio padrão e o número de atividades cronometradas.

Recurso nas escopas	Pico de atividade	Duração do voo	Tempo de permanência no ninho após a coleta
Óleo	9h-11h; 12h-14h	20 a 112 min. (50,08 ± 22,54; n = 69)	6 a 160 min. (44,09 ± 34,14; n = 82)
Óleo e Pólen	9h-10h	20 a 97 min. (60,46 ± 24,07; n = 13)	4 a 44 min. (12,76 ± 10,16; n = 17)
Pólen	8h-9h	20 a 67 min. (41,44 ± 19,58; n = 9)	3 a 46 min. (12,48 ± 10,58; n = 23)
Ausente	8h-9h	9 a 75 min. (34,2 ± 18,86; n = 20)	4 a 171 min. (29,71 ± 18,94; n = 17)

As diferenças nas medianas da duração dos voos para coleta de recursos (Kruskal-Wallis: $X^2 = 12,783$, $df = 3$, $p = 0,00513$) e no tempo de permanência no ninho após a coleta (Kruskal-Wallis: $X^2 = 47,878$, $df = 3$, $p = 2,261e-10$) são significativas (**Figura 1.18**). O teste de Dunn indicou que a duração dos voos para coleta de óleo (p ajustado = 0,0206) e para coleta combinada de óleo e pólen (p ajustado = 0,00683) é significativamente diferente da duração dos voos sem transporte de recursos nas escopas, mas não difere dos voos para coleta de pólen (p ajustado = 0,273). As fêmeas passaram mais tempo no ninho após a coleta de óleo comparado às coletas de óleo e pólen (p ajustado = 4.15e-6) e de pólen (p ajustado = 7,94e-8), mas não quanto aos voos que não envolvem o transporte de recursos nas escopas ($p = 1$).

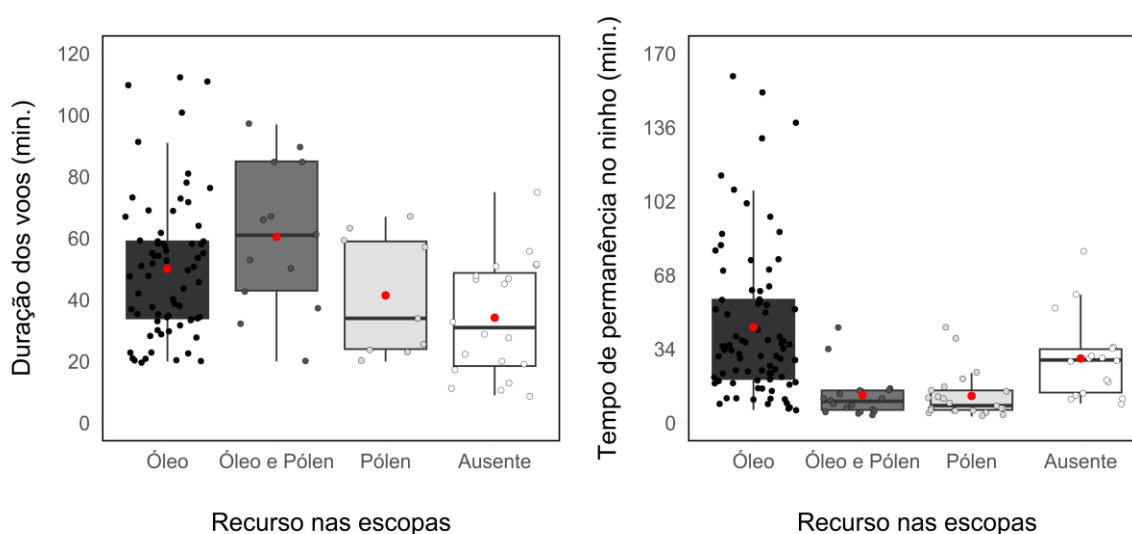


Figura 1.18 Duração de voos (A) e tempo de permanência no ninho após voo de forrageio (B) de fêmeas de *Epicharis flava* em uma área periurbana do município de Campos dos Goytacazes, RJ.

1.5 DISCUSSÃO

As fêmeas de *Epicharis flava* nidificaram em solo arenoso, escavando túneis com entradas de tamanhos variados e dispostas em padrões espaciais agregados. Essas entradas permaneceram abertas ao longo do tempo, sendo mais comuns as entradas não utilizadas do que as ocupadas. As fêmeas construíram células individuais, sobrepostas e justapostas, feitas de solo compactado e óleo floral. Essas células possuem formato cilíndrico e são fechadas por opérculos que apresentam sulcos ventrais e uma área côncava na superfície interna. As células destinadas às fêmeas eram maiores do que as dos machos. Os imaturos se desenvolveram em condições de laboratório em até 47 dias. Diversos inimigos naturais, como abelhas, besouros e moscas invadiram os ninhos de *E. flava*, e aves predaram fêmeas na área da agregação de ninhos. A nidificação apresentou um padrão sazonal com dois picos anuais. As fêmeas selecionaram o local do ninho, escavaram, construíram e abasteceram as células e, ocasionalmente, compartilharam as entradas dos ninhos com outras fêmeas. A coleta de recursos florais ocorreu, em geral, pela manhã, com maior frequência entre o fim da manhã e o início da tarde, e o tempo de voo e o tempo gasto nos ninhos variaram conforme o tipo de recurso coletado, sendo maior o esforço para coletar óleo floral.

1.5.1 Distribuição espacial e densidade de entradas de ninhos

O padrão de distribuição agregado das entradas de ninhos de *Epicharis flava* sugere que as fêmeas tendem a construir novos ninhos próximos aos já existentes. Esse padrão, aliado à variação na densidade de ninhos entre diferentes parcelas da agregação, pode resultar do comportamento de filopatria e das variações nas taxas reprodutivas (Rosenheim, 1990). A filopatria leva à formação de agregados, uma vez que os descendentes nidificam próximos aos ninhos natais, o que provoca um aumento progressivo na densidade de ninhos a cada nova geração. Paralelamente, as variações nas taxas reprodutivas das fêmeas contribuem para as diferenças na densidade de ninhos em diferentes áreas. Se algumas fêmeas produzem mais descendentes fêmeas em uma determinada parcela da agregação, essa parcela apresentará uma maior densidade de ninhos nas gerações subsequentes devido à filopatria. Com o passar do tempo, as

diferenças entre as unidades amostrais se acumulam, aumentando a razão variância-média e resultando em um padrão de distribuição agregado, corroborando a discussão feita por (Rosenheim, 1990).

1.5.2 Entradas de ninhos

Os ninhos apresentam baixa variação no diâmetro das entradas. De acordo com Uemura *et al.* (2021), este diâmetro é compatível com o diâmetro dos túneis e reflete o tamanho corporal das fêmeas. O diâmetro médio observado neste estudo situa-se entre os valores descritos para *Epicharis picta* (Werneck e Campos, 2020), *Epicharis dejeanii* (Dec e Vivallo, 2021; Uemura *et al.*, 2021) e *Epicharis analis* (Vivallo, 2020a), e é superior ao relatado para *Epicharis albofasciata* (Rozen, 2016).

Além disso, devido à construção dos ninhos ocorrer em solo vertical, não se formam montes de solo (comumente chamado de “túmulus”) característicos na entrada dos ninhos recém-escavados, pois o solo escavado pelas fêmeas tende a cair com inclinação do terreno.

1.5.3 Comprimento dos túneis

As curtas extensões dos túneis podem indicar uma adaptação das fêmeas às condições do solo. Antoine e Forrest (2021) revisam que o comprimento dos ninhos é influenciado pela temperatura da superfície do solo, de modo que as fêmeas podem ajustar o comprimento dos túneis para garantir condições térmicas adequadas para o desenvolvimento da prole. Esse comportamento foi investigado para formigas *Formica podzolica*, que escavam túneis mais curtos em solos de baixa temperatura e túneis mais longos em solos de alta temperatura superficial (Sankovitz e Purcell, 2021). A amplitude de comprimento dos túneis observada neste estudo é próxima das descritas para *Epicharis bicolor* (Rocha-Filho *et al.*, 2008), *Epicharis albofasciata* (Rozen, 2016), *Epicharis analis* (Vivallo, 2020a), *Epicharis zonata* (Roubik e Michener, 1980) e *Epicharis nigrita* (Gaglianone, 2005). Em contraste, *Epicharis metatarsalis* (Thiele e Inouye, 2007), *Epicharis picta* (Werneck e Campos, 2020) e *E. dejeanii* (Dec e Vivallo, 2019; Uemura *et al.*, 2021) escavam túneis longos, com um comprimento máximo registrado de 216 cm para *E. dejeanii* (Uemura *et al.*, 2021). No presente estudo, a agregação de *Epicharis*

flava está em uma área predominantemente sombreada, com pouca luz direta. Desse modo, o solo da agregação pode ter baixas temperaturas, levando as fêmeas a escavarem túneis com curtas extensões.

1.5.4 Arquitetura dos túneis

A predominância de túneis unicelulares e raramente ramificados corrobora as observações de Camargo *et al.* (1975). No entanto, este estudo difere ao documentar túneis com entradas duplas e a presença de uma câmara de entrada, além de células justapostas. O ninho ramificado observado continha uma célula de cria contaminada por fungos no túnel principal, que aparentava ser mais antiga em comparação à célula de cria no túnel ramificado, onde se encontrava uma larva de segundo ínstar. Sugere-se que o túnel principal tenha sido escavado por uma fêmea, e outra fêmea tenha reutilizado parte deste túnel para construir o seu próprio ninho, resultando na ramificação observada. Ninhos ramificados também foram registrados em outras espécies de *Epicharis* (Roubik e Michener, 1980; Hiller e Wittmann, 1994; Dec e Vivallo, 2019; Martins *et al.*, 2019; Vivallo, 2020a,b), enquanto entradas duplas nos ninhos foram relatadas para *Epicharis dejeanii* (Dec e Vivallo, 2019).

A presença de câmaras nas entradas dos ninhos ainda não foi previamente documentada, sendo conhecidas apenas câmaras destinadas a abrigar células de cria agrupadas (Michener, 1964; Packer *et al.*, 1989). No presente estudo, sugere-se que essas câmaras possam ser resultado de outros fatores, não necessariamente relacionados ao comportamento das abelhas. A presença de células justapostas, por sua vez, é um comportamento semelhante ao observado em *Epicharis albofasciata* (Rozen, 2016).

1.5.5 Arquitetura das células de cria

A arquitetura das células de cria se assemelha com as observações feitas por Camargo *et al.* (1975) e ao encontrado para outras *Epicharis* (Roubik e Michener, 1980; Gaglianone, 2005; Rozen, 2016; Dec e Vivallo, 2019; Werneck e Campos, 2020). No entanto, as marcas em espiral na superfície interna e o sulco na superfície externa do opérculo não são características comuns às células de

todas as espécies do gênero, sendo observadas de maneira semelhante apenas nas células de *Epicharis nigrita* (Gaglianone, 2005) e *Epicharis albofasciata* (Rozen, 2016). O modo como as fêmeas constroem os opérculos e a função das marcas ainda permanecem desconhecidos. Camargo *et al.* (1975) sugerem que os opérculos são formados por movimentos rotativos das fêmeas, os quais resultam nas marcas espiraladas observadas. O pequeno círculo central no opérculo foi denominado por esses autores de “micrópilo” e definido como uma estrutura diferenciada aplicada pela fêmea quando os movimentos rotativos não são mais possíveis.

Neste estudo, propõe-se que o micrópilo funcione como um "guia" para a saída dos indivíduos emergentes, uma vez que o centro do opérculo apresenta menor espessura, sendo mais fácil de romper. Além disso, o micrópilo pode servir como ponto de entrada para os cleptoparasitas ovipositarem dentro das células, como também observado por Camargo *et al.* (1975). Quanto ao sulco na superfície externa do opérculo, Rozen (2016) sugere que ele possa facilitar as trocas gasosas, semelhante ao bico central encontrado nos opérculos das células de abelhas do gênero *Centris* (Rozen e Buchmann, 1990; Martins *et al.*, 2023).

1.5.6 Dimensões das células de cria

O comprimento e diâmetros das células de cria são maiores se comparado ao encontrado anteriormente para *Epicharis flava* (Camargo *et al.*, 1975), e se situam entre o descrito para *Epicharis analis* (Vivallo, 2020a) e *Epicharis dejeanii* (Dec e Vivallo, 2019). O maior tamanho das células destinadas às fêmeas, em comparação às células dos machos, indica a presença de dimorfismo sexual nos indivíduos da população, o que reflete no tamanho das células de cria, como observado em *Centris burgdorfi* (Sabino *et al.*, 2021). Em um estudo com *Colletes halophilus* (Rooijakkers e Sommeijer, 2009) é discutido que as fêmeas antecipam o sexo de sua prole no início da construção da célula de cria, visto que as células destinadas às fêmeas são maiores e abastecidas com uma quantidade maior de alimento em comparação às células dos machos, o que exige mais tempo de escavação para acomodar a célula mais larga, além de um esforço maior na coleta e transporte de recursos.

1.5.7 Interação entre larvas e ácaros

A presença de ácaros nas larvas parece ser inofensiva, pois as larvas mantinham suas atividades alimentares normalmente. De acordo com Danforth (2019), os ácaros estão entre os mutualistas mais comuns de abelhas solitárias, com cerca de 30 gêneros de ácaros associados aos ninhos dessas abelhas. Para espécies de *Epicharis*, há associações com ácaros do gênero *Horstiella* (Ochoa e OConnor, 2000). Deutoninfas e outros estágios de *Horstiella* foram encontrados em larvas e adultos de *Epicharis nigrita*, e pareciam se alimentar de restos de provisões larvais no interior das células de cria (Gaglianone, 2005). Estudos indicam que a incidência de crescimento de fungos contaminantes é menor e a mortalidade dos imaturos é reduzida em células com ácaros (Biani *et al.*, 2009; Cordeiro *et al.*, 2011). Dessa forma, os ácaros que interagem com *Epicharis flava* podem atuar como organismos benéficos para o desenvolvimento larval dessas abelhas. Contudo, é necessária a identificação taxonômica do ácaro encontrado e a investigação de seu comportamento para melhor compreender sua relação com *E. flava*.

1.5.8 Desenvolvimento de imaturos

As transformações físicas distintas ao longo das fases de desenvolvimento observadas neste estudo são semelhantes às descritas para *Epicharis dejeanii* por Dec e Vivallo (2019). No entanto, o tempo de desenvolvimento registrado neste estudo foi menor em comparação ao de *E. dejeanii*, que completa seu ciclo, do ovo à pré-pupa, em cerca de 60 dias (Dec e Vivallo, 2019). Além disso, foi significativamente mais curto que o observado para *Epicharis nigrita* e *Epicharis picta*, cujos períodos de desenvolvimento mínimo são de 289 e 310 dias, respectivamente (Gaglianone *et al.*, 2015).

1.5.9 Inimigos naturais

A composição de inimigos naturais encontrados na agregação de ninhos inclui animais com diferentes comportamentos. As abelhas *Mesoplia rufipes* e *Rhathymus bicolor* são cleptoparasitas que ovipositam nas células de cria fechadas das abelhas hospedeiras, cujas larvas cleptoparasitas consomem as provisões de

pólen destinadas às larvas hospedeiras (Rozen, 2000; Alves-dos-Santos, 2009). Por outro lado, os besouros *Tetraonyx sexguttatus* e *Tetraonyx* sp. são foréticos, obtendo alimento larval indiretamente ao se fixar às abelhas hospedeiras. Dentre os cleptoparasitas amostrados, apenas *Rhathymus* sp. foi descrita como cleptoparasita de *Epicharis flava* (Camargo *et al.*, 1975), ovipositando nas células de cria através da micrópila dos opérculos. Espécies de *Rhathymus* e outros cleptoparasitas amostrados são conhecidos por apresentarem evidências diretas e indiretas de cleptoparasitismo em outras espécies de *Epicharis* (Raw, 1992; Gaglianone, 2005; Rocha-Filho *et al.*, 2008; Werneck *et al.*, 2012; Gaglianone *et al.*, 2015; Rozen, 2016). Neste estudo, são fornecidas evidências diretas apenas para *Tetraonyx*, uma vez que seus imaturos foram encontrados nas células de cria de *E. flava*.

As moscas *Physocephala* spp. são endoparasitoides que ovipositam no interior do corpo de abelhas adultas. Ao eclodir, a larva se alimenta da hemolinfa e dos tecidos da abelha hospedeira (Chauhan e Singh, 2022). Em abelhas coletoras de óleo, além de causar a mortalidade da hospedeira, *Physocephala* altera o comportamento de nidificação das fêmeas, levando-as a depositar uma camada extra de óleo no fechamento das células de cria, como observado em *Centris analis* (Couto e Camilo, 2014; Moure-Oliveira *et al.*, 2019). A presença destas moscas em ninhos de *Epicharis* foi relatada anteriormente para *Epicharis bicolor* (Rocha-Filho *et al.*, 2008) e *Epicharis picta* (Werneck e Campos, 2020).

As vespas Mutillidae são ectoparasitoides que ovipositam sobre o corpo de hospedeiros em estágio larval ou pré-pupal, que não estão em fase alimentar e estão protegidos em uma célula, casulo, pupário ou ooteca (Brothers, 1989; Brothers *et al.*, 2000). Ao eclodir, as larvas se alimentam da hemolinfa dos imaturos, levando-os à morte. Segundo Luz *et al.* (2016), as abelhas da família Apidae parecem ser os principais hospedeiros de vespas Mutillidae na região Neotropical, embora estudos sobre essa relação sejam escassos. Em abelhas *Epicharis*, *Hoplomutilla spinosa* foi registrada em uma agregação de ninhos de *Epicharis dejeanii* e *Epicharis picta* (Faria, 2014; Werneck e Campos, 2020), e *Trautomutilla inermis* em uma agregação de ninhos de *E. picta* (Werneck e Campos, 2020).

O predador *Tyrannus melancholicus* capturava fêmeas adultas de *E. flava* durante voos de saída ou retorno aos ninhos, sendo a única ave observada

predando essas abelhas, apesar da presença de outras aves na área de estudo. Raw (1977) revisou evidências de ataques de pássaros a vespas e citou a interação de predação entre *T. melancholicus* e vespas do gênero *Polybia*. A mesma espécie de pássaro foi observada predando *E. dejeanii* no estado de São Paulo (Faria, 2014), e um congênere, *Tyrannus albogularis*, foi visto predando *E. dejeanii* (citada como *Epicharis melanoxantha*) em Brasília (Raw, 1992).

Entre os inimigos naturais, o cleptoparasitismo praticado por abelhas e besouros Meloidae é identificado como a principal causa de mortalidade de imaturos de abelhas que nidificam no solo (Minckley e Danforth, 2019).

1.5.10 Fenologia da nidificação

A atividade de nidificação de *Epicharis flava* exibe uma variação sazonal significativa, embora ocorra em todos os meses do ano. Em abelhas solitárias, essas variações podem ser mediadas pela diapausa em alguma fase do ciclo de vida (Danforth *et al.*, 2019). A diapausa é uma parada fisiológica do desenvolvimento que antecede em condições ambientais desfavoráveis, como diminuição da disponibilidade de recursos florais e das temperaturas (Denlinger, 1986). Estudos realizados no Brasil indicam que a sazonalidade é comum em abelhas do gênero *Epicharis*, que nidificam predominantemente durante a estação chuvosa e entram em diapausa na estação seca (Gaglianone, 2005; Dec e Vivallo, 2019; Gaglianone *et al.*, 2015; Martins *et al.*, 2019; Vivallo, 2020a,b; Werneck e Campos, 2020, Uemura *et al.*, 2021). Portanto, as variações sazonais significativas reforçam a tendência de nidificação sazonal observada para o gênero *Epicharis*. No entanto, a constante nidificação observada para *E. flava* neste estudo difere do padrão conhecido para outras espécies do gênero e pode indicar ausência de diapausa.

Em um estudo de revisão, Kishimoto-Yamada e Itioka (2015) apontam que a sazonalidade encontrada nas flutuações de abundância em insetos tropicais nem sempre reflete diretamente os aspectos sazonais dos ciclos de vida, como a ocorrência de diapausa, mas pode refletir processos demográficos. Os autores identificam alguns padrões sazonais dos ciclos de vida, dentre eles o ciclo de vida bivoltino vinculado a curtos períodos de sobreposição de gerações e constante mortalidade. Esse padrão se assemelha ao observado neste estudo, visto que a

fenologia de nidificação de *E. flava* exibe dois picos amplos e distintos, com uma densidade de ninhos que não diminui para zero entre esses picos. Assim, este estudo sugere que *E. flava* possui um ciclo de vida bivoltino, com possíveis períodos de sobreposição de gerações e um padrão fenológico influenciado por processos demográficos sazonais, como variações na taxa de mortalidade e na emergência de novos indivíduos.

1.5.11 Comportamento de fêmeas na agregação de ninhos

Os comportamentos exibidos pelas fêmeas na agregação de ninhos se assemelham ao descrito para abelhas *Epicharis* (Gaglianone, 2005; Dec e Vivallo, 2019; Vivallo, 2020a; Uemura *et al.*, 2021) e outras abelhas coletoras de óleo que nidificam no solo (Martins *et al.*, 2014; Martins *et al.*, 2023), diferindo apenas quanto ao comportamento das fêmeas de retirarem partículas de solo das entradas dos ninhos.

O compartilhamento de uma mesma entrada de ninho pode sugerir a presença de um sistema social comunal entre algumas fêmeas da agregação. Nesse sistema, diferentes fêmeas compartilham o mesmo ninho ou entrada de ninho, mas não há cooperação óbvia entre elas, nem divisão reprodutiva do trabalho ou cuidado cooperativo da prole (Danforth *et al.*, 2019). No entanto, o comportamento quase-social (definição de Michener (1969)) também pode estar presente em *Epicharis flava*, como proposto por Camargo *et al.* (1975). Esses autores observaram fêmeas sem ovários desenvolvidos realizando atividades de coleta de pólen e uma discrepância entre o número de células aprovisionadas e o de fêmeas ativas. Segundo Michener (1969), no comportamento quase-social, há cooperação na construção e aprovisionamento das células, o que distingue esse comportamento do comunal. Considerando que a sugestão de comportamento quase-social por Camargo *et al.* (1975) se baseia em uma análise detalhada dos ovários das fêmeas, enquanto este estudo se limita à observação de fêmeas compartilhando entradas de ninhos, a hipótese de Camargo *et al.* (1975) é mais robusta. De toda forma, o presente estudo dá suporte às observações anteriores, indicando que outros comportamentos sociais, além do solitário, não podem ser descartados para *E. flava*.

1.5.12 Ausência de machos na agregação de ninhos

A ausência de machos na agregação de ninhos sugere que esses indivíduos se dispersam após a emergência. Essa dispersão pode estar relacionada a estratégias de cópula que envolvem a busca por fêmeas em áreas de forrageamento ou a espera por fêmeas em locais destinados à reprodução (Alcock, 2013). Esse resultado difere do observado para a maioria das outras *Epicharis* (Raw, 1992; Vivallo, 2020a,b; Moure, 1945; Hiller e Wittmann, 1994; Dec e Vivallo, 2021; Pina *et al.*, 2022; Thiele e Inouye, 2007; Gaglianone, 2005; Martins *et al.*, 2019), em que machos patrulham ativamente as agregações de ninhos em busca de fêmeas. No entanto, em *Epicharis albofasciata* (Rozen, 2016) e *Epicharis zonata* (Roubik e Michener, 1980), os machos também não permanecem nas agregações de ninhos. Este comportamento de dispersão dos machos após a emergência pode ser geneticamente benéfico, visto que machos que se dispersam além das distâncias de forrageamento das fêmeas podem se conectar a outras populações, promovendo fluxo gênico, aumentando a diversidade genética e prevenindo a endogamia (Wolf *et al.*, 2012).

1.5.13 Voos de forrageio de fêmeas

O forrageamento em diferentes intervalos de hora é correlacionado com fatores abióticos e a disponibilidade de recursos florais (Polato *et al.*, 2014), enquanto a duração dos voos é influenciada por fatores diversos, como a qualidade do habitat, a distância entre o ninho e áreas de forrageamento e a experiência das abelhas (Gathmann e Tschardt, 2002; Zurbuchen *et al.*, 2010; Hoffman *et al.*, 2020; Nagano *et al.*, 2023). As amplitudes de duração dos voos e os tempos de permanência nos ninhos observados neste estudo, bem como suas médias, são inferiores aos relatados para *Epicharis dejeanii* (Uemura *et al.*, 2021). O maior tempo de permanência no ninho após a coleta de óleo em comparação às coletas de óleo e pólen também foi registrada para *Macropis fulvipes* (Schäffler e Dötterl, 2011).

De modo geral, a coleta de óleo floral se destaca como a atividade mais frequente ao longo do dia, além de demandar mais tempo das fêmeas para coletar e utilizar esse recurso no ninho. Esses resultados sugerem que as abelhas

constroem células de cria ao longo de todo o dia e necessitam de uma quantidade maior de óleo floral em comparação a outros recursos. Além disso, a frequência com que os voos para coleta de óleo ocorrem em diferentes intervalos do dia pode estar associada à antese floral de *Byrsonima*, uma importante fonte de óleo para essas abelhas na área de estudo (Capítulo 2). Boas *et al.* (2013) relataram que as flores de *Byrsonima intermedia* e *Byrsonima pachyphylla* são visitadas por *Epicharis flava* entre 8h e 10h, estendendo-se até as 17h.

1.6 CONCLUSÃO

- As entradas dos ninhos de *E. flava* estão distribuídos em um padrão espacial agregado.
- A arquitetura dos ninhos varia em termos de túneis e células de cria, com as células de fêmeas sendo maiores em diâmetro e volume do que as de machos.
- O tempo de desenvolvimento completo desde o estágio de ovo até o adulto não foi determinado. No entanto, o desenvolvimento de larvas de segundo instar até o estágio adulto leva de 47 a 50 dias ($48,5 \pm 2,12$), enquanto o estágio pupal dura de 22 a 40 dias ($29,3 \pm 9,45$).
- Os inimigos naturais incluem os besouros *Tetraonyx sexguttatus*, *Tetraonyx* sp. (Meloidae), moscas *Physocephala* (Conopidae), abelhas *Mesoplia rufipes* e *Rhathymus bicolor* (Apidae), vespas *Hoplomutilla spinosa* e *Traumatutilla inermis* (Mutillidae), e ave *Tyrannus melancholicus* (Tyrannidae). Há evidências diretas de cleptoparasitismo pelos besouros e de predação pela ave.
- A fenologia de nidificação segue o padrão sazonal do gênero *Epicharis*, mas difere por não haver pausas na nidificação, que ocorre ao longo de todo o ano, com maior intensidade na estação chuvosa.

- As fêmeas realizam todas as atividades relacionadas à construção e provisão dos ninhos, incluindo a seleção do local, escavação, construção e forrageio para coleta de óleo e pólen. A duração dos voos varia de acordo com o tipo de recurso coletado, e as fêmeas permanecem mais tempo no ninho após a coleta de óleo. Os machos não permanecem na agregação de ninhos após a emergência.

1.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinelli, C., Lund, U. (2023). R package 'circular': Circular Statistics (version 0.5-0): <https://CRAN.R-project.org/package=circular> em 16/07/24. Página mantida pela The R Foundation.
- Aguiar, W.M., Gaglianone, M.C. (2008). Comportamento de abelhas visitantes florais de *Lecythis lurida* (Lecythidaceae) no norte do estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Entomologia*, 52: 277-282.
- Alcock, J. (2013). Sexual selection and the mating behavior of solitary bees. *Advances in the Study of Behavior*. 45: 1-48.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*. 49: 227-267.
- Altmann, J. (1984). Observational sampling methods for insect behavioral ecology. *The Florida Entomologist*. 67(1): 50-56.
- Alves-dos-Santos, I. (2009). Cleptoparasite bees, with emphasis on the oil-bees hosts. *Acta Biologica Colombiana*. 14(2): 107-114.
- Antoine, C.M., Forrest, J.R. (2021). Nesting habitat of ground-nesting bees: a review. *Ecological Entomology*. 46(2): 143-159.
- Benevides, C.R., Evans, D.M., Gaglianone, M.C. (2013). Comparing the structure and robustness of Passifloraceae-Floral visitor and true pollinator networks in a lowland Atlantic Forest. *Sociobiology*. 60(3): 295-305.
- Biani, N.B., Mueller, U.G., Wcislo, W.T. (2009). Cleaner mites: sanitary mutualism in the miniature ecosystem of neotropical bee nests. *The American Naturalist*. 173(6): 841-847.
- Bittencourt Jr, N.S., Pereira Jr, E.J., São-Thiago, P.S., Semir, J. (2011). The reproductive biology of *Cybistax antisiphilitica* (Bignoniaceae), a characteristic tree of the South American savannah-like "Cerrado"

- vegetation. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 206(10): 872-886.
- Boas, J.C.V., Fava, W.S., Laroca, S., Sigrist, M.R. (2013). Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 208(5-6): 360-369.
- Brito, V.L., Sazima, M. (2012). *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae): reproductive biology of a tree species at two sites of an elevational gradient in the Atlantic rainforest in Brazil. *Plant Systematics and Evolution*. 298, 1271-1279.
- Brothers, D.J. (1989). Alternative life-history styles of mutillid wasps (Insecta, Hymenoptera). In: Bruton M.N. (eds.) *Alternative life-history styles of animals*. Dordrecht: Springer. p. 279-291.
- Brothers, D.J., Tschuch, G., Burger, F. (2000). Associations of mutillid wasps (Hymenoptera, Mutillidae) with eusocial insects. *Insectes Sociaux*. 47: 201-211.
- Camargo, J.D., Zucchi, R., Sakagami, S.F. (1975). Observations on the bionomics of *Epicharis* (Epicharana) *rustica flava* (Oliver) including notes on its parasite, *Rhathymus* sp. (Hymenoptera, Apoidea: Anthophoridae). *Studia Entomologica*. 18: 313–340.
- Chauhan, A., Singh, H.K. (2022). Biology and seasonal incidence of *Physocephala* (Diptera: Conopidae) on Carpenter Bees (Hymenoptera: Apidae). *Oriental Insects*. 56(2): 213-226.
- Clapham, A.R. (1936). Over-dispersion in grassland communities and the use of statistical methods in plant ecology. *Journal of Ecology*. 24(1): 232-251.
- Comtois, D. (2022). summarytools: Tools to Quickly and Neatly Summarize Data. R package version 1.0.1: <https://CRAN.R-project.org/package=summarytools> em 15/12/23. Página mantida pela The R Foundation.
- Cordeiro, G.D., Taniguchi, M., Flechtmann, C.H.W., Alves-dos-Santos, I. (2011). Phoretic mites (Acari: Chaetodactylidae) associated with the solitary bee *Tetrapedia diversipes* (Apidae: Tetrapediini). *Apidologie*. 42: 128-139.
- Couto, R.M., Camillo, E. (2014). Deposições de óleo por fêmeas de *Centris analis* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae: Centridini) parasitadas por *Physocephala* spp. (Diptera: Conopidae). *EntomoBrasilis*. 7(2): 81-85.

- Danforth, B.N., Minckley, R.L., Neff, J.L. (2019). *The Solitary Bees: Biology, Evolution, Conservation*. New Jersey: Princeton University Press. 488p.
- Dec, E., Vivallo, F. (2019). Nesting biology and immature stages of the oil-collecting bee *Epicharis dejeanii* (Apidae: Centridini). *Apidologie*. 50(5): 606-615.
- Dec, E., Vivallo, F. (2021). Reproductive behavior of the oil-collecting bee *Epicharis dejeanii* (Apidae: Centridini). *Apidologie*. 52(2): 358-366.
- Denlinger, D.L. (1986). *Insect diapause*. Cambridge: Cambridge University Press. 462p.
- Faria, L.B.D. (2014). *Nicho trófico de abelhas coletoras de óleo das Tribos Centridini e Tetrapediini (Hymenoptera, Apidae) em Diferentes Escalas biológicas*. Dissertação (Mestrado em Ciências), São Paulo-SP, Universidade de São Paulo-USP, 107 p.
- Fitak, R.R., Johnsen, S. (2017). Bringing the analysis of animal orientation data full circle: model-based approaches with maximum likelihood. *Journal of Experimental Biology*. 220(21): 3878-3882.
- Fox J., Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*. 3.ed. California: Sage Publications Inc. 802p.
- Gaglianone, M.C. (2005). Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Friese, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative analysis for the genus. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 40(3): 191-200.
- Gaglianone, M.C., Rocha, H.H.S., Benevides, C.R., Junqueira, C.N., Augusto, S.C. 2010. Importância de Centridini (Apidae) na polinização de plantas de interesse agrícola: o maracujá-doce (*Passiflora alata* Curtis) como estudo de caso na região sudeste do Brasil. *Oecologia Australis*, 14(1): 152-164.
- Gaglianone, M.C., Werneck, H.A., Campos, L.A.O. (2015). Univoltine life cycle of two species of *Epicharis* Klug, 1807 (Apidae, Centridini) and notes on their cleptoparasites *Tetraonyx* spp. (Coleoptera, Meloidae). In: Aguiar, A.J.C., Gonçalves, R.B., Ramos, K.S. *Ensaio sobre as abelhas da Região Neotropical: homenagem aos 80 anos de Danuncia Urban*. 1.ed. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná-UFPR. p. 401-414.
- Gathmann, A., Tscharntke, T. (2002). Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*. 71(5): 757-764.

- Giannini, T.C., Alves, D.A., Alves, R., Cordeiro, G.D., Campbell, A.J., Awade, M., Bento, J.M.S., Saraiva A.M., Imperatriz-Fonseca, V. L. (2020). Unveiling the contribution of bee pollinators to Brazilian crops with implications for bee management. *Apidologie*. 51: 406-421.
- González-Vaquero, R.A. (2022). Solitary and semisocial behaviour in the *Corynura* group: new findings in a clade sister to all other Augochlorini bees (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Natural History*, 56(45-48): 1841-1868.
- Harmon-Threatt, A. (2020). Influence of nesting characteristics on health of wild bee communities. *Annual Review of Entomology*. 65(1): 39-56.
- Hiller, B., Wittmann, D. (1994). Seasonality, nesting biology and mating behavior of the oil-collecting bee *Epicharis dejeanii* (Anthophoridae, Centridini). *Biociências*. 2: 107–124
- Hofmann, M.M., Fleischmann, A., Renner, S.S. (2020). Foraging distances in six species of solitary bees with body lengths of 6 to 15 mm, inferred from individual tagging, suggest 150 m-rule-of-thumb for flower strip distances. *Journal of Hymenoptera Research*. 77: 105-117.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE (2012). Manual técnico da vegetação brasileira: Sistema fitogeográfico: Inventário das formações florestais e campestres: Técnicas e manejo de coleções botânicas: Procedimentos para mapeamentos, 2.ed., 272p.
- Instituto Nacional de Meteorologia – INMET (2024). Banco de dados meteorológicos. Estação A607: <https://bdmep.inmet.gov.br/> em 19/03/24. Página mantida pelo INMET.
- Kassambara, A. (2023). rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.7.2: <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix> em 22/12/23. Página mantida pela The R Foundation.
- Kishimoto-Yamada, K., Itioka, T. (2015). How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science*. 18(4): 407-419.
- Landler, L., Ruxton, G.D., Malkemper, E.P. (2018). Circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 72, 128.

- Landler, L., Ruxton, G.D., Malkemper, E.P. (2019). The Hermans–Rasson test as a powerful alternative to the Rayleigh test for circular statistics in biology. *BMC Ecology and Evolution*. 19: 30.
- Luz, C.F.P., Barth, O.M., Martin, L. (1999). Evolução das florestas tropical estacional semidecídua e ombrófila densa durante o Holoceno Médio na região Norte do Rio de Janeiro, baseada em Palinologia. *Geociências*, 4(6): 74-84.
- Luz, D.R., Waldren, G.C., Melo, G.A. (2016). Bees as hosts of mutillid wasps in the Neotropical region (Hymenoptera, Apidae, Mutillidae). *Revista Brasileira de Entomologia*. 60(4): 302-307.
- MapBiomas Brasil (2022). Projeto MapBiomas – Coleção 2022 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil 2021: <https://mapbiomas.org/visao-geral-da-metodologia> em 10/04/23.
- Marinho, D., Andrade, J., Araujo, R.O., Vivallo, F. (2018). A new technique in the excavation of ground-nest bee burrows (Hymenoptera: Apoidea). *Revista Brasileira de Entomologia*. 62(1): 1-4.
- Martins, C.F., Neto, V.I.D.S., Cruz, R.D.M. (2019). Nesting biology and mating behavior of the solitary bee *Epicharis nigrita* (Apoidea: Centridini). *Journal of Apicultural Research*. 58(4): 512-521.
- Martins, C.F., Peixoto, M.P., Aguiar, C.M. (2014). Plastic nesting behavior of *Centris* (*Centris*) *flavifrons* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) in an urban area. *Apidologie*. 45: 156-171.
- Martins, H.O.D.J., Oliveira-Reboucas, P.L.D., Aguiar, C.M.L., Silva, C.I.D., Ferreira, V.S. (2023). Nesting biology of *Centris* (*Paracentris*) *xanthomelaena* (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *Journal of Apicultural Research*. 62(2): 222-232.
- Matos, V.R., Gaglianone, C.M. (2024). Floral resources of *Epicharis flava* (Hymenoptera, Apidae) in an urban area, detected from the pollen spectrum in the scopae. *Palynology*. 48(2): 2273942.
- Michener, C.D. (1964). Evolution of the nests of bees. *American Zoologist*. 4(2): 227-239.
- Michener, C.D. (1969). Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology*. 14(1): 299-342.
- Minckley, R.L., Danforth, B.N. (2019). Sources and frequency of brood loss in solitary bees. *Apidologie*. 50(4): 515-525.

- Moure J.S., Melo, G.A.R. (2023). Epicharitini Schrottky, 1913. In: Moure, J.S., Urban, D., Melo, G.A.R. (org). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version*: <https://www.moure.cria.org.br/catalogue> em 14/08/24. Página mantida pela Universidade Federal do Paraná-UFPR.
- Moure-Oliveira, D., Hirotsu, C.M., Serrano, J.C., Garófalo, C.A. (2019). Host-parasitoid interactions between the solitary bee *Centris analis* (Apidae: Centridini) and conopid flies (Diptera: Conopidae). *The Science of Nature*. 106, 1-8.
- Nagano, Y., Wabiko, N., Yokoi, T. (2023). Female solitary bees flexibly change foraging behaviour according to their floral resource requirements and foraging experiences. *The Science of Nature*. 110: 37.
- Ochoa, R., OConnor, B.M. (2000). Revision of the genus *Horstiella* (Acari: Acaridae): mites associated with neotropical *Epicharis* bees (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 93(4), 713-737.
- Packer, L., Sampson, B., Lockerbie, C., Jessome, V. (1989). Nest architecture and brood mortality in four species of sweat bee (Hymenoptera; Halictidae) from Cape Breton Island. *Canadian Journal of Zoology*. 67(12): 2864-2870.
- Pina, W.C., Souza-Shibatta, L., Uemura, N., Gobatto, A.L., Freiria, G.A., Sofia, S.H. (2022). Male strategies and mating behavior in the Neotropical bee *Epicharis (Anepicharis) dejeanii* (Apidae: Centridini). *Journal of Apicultural Research*. 61(1): 138-146.
- Polatto, L.P., Chaud-Netto, J., Alves-Junior, V.V. (2014). Influence of abiotic factors and floral resource availability on daily foraging activity of bees: influence of abiotic and biotic factors on bees. *Journal of Insect Behavior*. 27: 593-612.
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.
- Raw, A. (1992). Mate searching and population size of two univoltine, solitary species of the bee genus *Epicharis* (Hymenoptera) in Brazil with records of threats to nesting populations. *The Entomologist*. 111: 1-9.
- Raw, A. (1997). Avian predation on individual neotropical social wasps (Hymenoptera, Vespidae) outside their nests. *Ornitologia Neotropical*. 8(1): 89-92.

- Rezende, C.E.; Monteiro, L.R.; Di Benedetto, A.P.M. (eds.) (2006). *Diagnóstico ambiental da área de proteção ambiental da Lagoa de Cima*. Campos dos Goytacazes-RJ: Série Ciências Ambientais. 148p.
- Rocha Filho, L.C., Silva, C.I., Gaglianone, M.C., Augusto, S.C. (2008). Nesting behavior and natural enemies of *Epicharis* (*Epicharis*) *bicolor* Smith 1854 (Hymenoptera, Apidae). *Tropical Zoology*. 21(2): 227-242.
- Rooijackers, E.F., Sommeijer, M.J. (2009). Gender specific brood cells in the solitary bee *Colletes halophilus* (Hymenoptera; Colletidae). *Journal of Insect Behavior*. 22(6): 492-500.
- Rosenheim, J.A. (1990). Density-dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*. 83(3): 277-286.
- Roubik, D.W., Michener, C.D. (1980). The seasonal cycle and nests of *Epicharis zonata*, a bee whose cells are below the wet-season water table (Hymenoptera, Anthophoridae). *Biotropica*. 12(1): 56-60.
- Rozen Jr, J.G., Buchmann, S.L. (1990). Nesting biology and immature stages of the bees *Centris caesalpiniae*, *C. pallida*, and the cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae). *American Museum Novitates*. 2985.
- Rozen Jr., J.G. (2016). Nesting biology of the solitary bee *Epicharis albofasciata* (Apoidea: Apidae: Centridini). *American Museum Novitates*. 3869: 1-8.
- Rozen, J.G. (2000). Pupal descriptions of some cleptoparasitic bees (Apidae), with a preliminary generic key to pupae of cleptoparasitic bees (Apoidea). *American Museum Novitates*. 3289: 1-19.
- Sabino, W.O., Alves-dos-Santos, I., Queiroz, E.P., Faria, L.B., Papaj, D.R., Buchmann, S.L., Silva, C.I. (2021). Nesting biology of *Centris* (*Paracentris*) *burgdorfi* (Apidae: Centridini). *Journal of Apicultural Research*. 60(5): 817-827.
- Sankovitz, M., Purcell, J. (2021). Ant nest architecture is shaped by local adaptation and plastic response to temperature. *Scientific Reports*. 11(1): 23053.
- Schäffler, I., Dötterl, S. (2011). A day in the life of an oil bee: phenology, nesting, and foraging behavior. *Apidologie* 42: 409-424.

- Sigrist, M.R., Sazima, M. (2004). Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany*. 94(1): 33-41.
- Silveira, F.A., Melo, G.A., Almeida, E.A. (2002). *Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação*. 1.ed. Belo Horizonte: Fernando A. Silveira. 253p.
- Souza Jr, C.M., Shimbo, J.Z., Rosa, M.R., Parente, L.L., Alencar, A.A., Rudorff, B.F.T., Hasenack, H., Matsumoto, M., Ferreira, L.G., Souza-Filho, P.W.M., Oliveira, S.W., Rocha, W.F., Fonseca, A.V., Marques, C.B., Diniz, C.G., Costa, D., Monteiro, D., Rosa, E.R., Vélez-Martin, E., Weber, E.J., Lenti, F.E.B., Paternost, F.F., Pareyn, F.G.C., Siqueira, J.V., Vieira, J.L., Neto, L.C.F., Saraiva, M.M., Sales, M.H., Salgado, M.P.G., Vasconcelos, R., Galano, S., Mesquita, V.V., Azevedo, T. (2020). Reconstructing three decades of land use and land cover changes in brazilian biomes with landsat archive and earth engine. *Remote Sensing*. 12(17): 2735.
- Tavares, P.R.A., Alves, V.V., Morais, G.A., Polatto, L.P., Dutra, J.C.S. (2018). Pollen availability and behavior of visiting bees of *Solanum lycocarpum* A. St. Hill (Solanaceae). *Entomological News*. 127(4): 375-385.
- Thiele, R., Inouye, B.D. (2007). Nesting biology, seasonality, and mating behavior of *Epicharis metatarsalis* (Hymenoptera: Apidae) in Northeastern Costa Rica. *Annals of the Entomological Society of America*. 100(4): 596-602.
- Uemura, N., Gobatto, A.L., Costa Pina, W., Ono, R.H., Sofia, S.H. (2021). Nest Structure, Seasonality and Female Behavior of *Epicharis (Anepicharis) dejeanii* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in a Restinga Ecosystem, in Southern Brazil. *Sociobiology*. 68(1): e5792.
- Vilhena, A.M.G.F., Augusto, S.C. (2007). Polinizadores da aceroleira *Malpighia emarginata* DC (Malpighiaceae) em área de cerrado no Triângulo Mineiro. *Bioscience Journal*. 23(1): 14-23.
- Villamizar, G., Vivallo, F. (2024). Taxonomic revision of the oil-collecting bee subgenus *Epicharis (Epicharitides)* Moure, 1945 (Hymenoptera: Apidae), with the description of two new species. *European Journal of Taxonomy*. 928: 1-61.
- Vivallo, F. (2020a). Nesting behavior of the oil-collecting bee *Epicharis (Triepicharis) analis* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae) in an urban area of Rio de Janeiro, RJ, Brazil. *Journal of Apicultural Research*. 60(1): 135-142.

- Vivallo, F. (2020b). Nesting biology of the oil-collecting bee *Epicharis* (*Hoplepicharis*) *fasciata* (Hymenoptera: Apidae) in an urban area of Rio de Janeiro, RJ, Brazil. *Iheringia: Série Zoologia*. 110: e2020025.
- Werneck, H.A. (2012). *Biologia de nidificação, sazonalidade e inimigos naturais de Epicharis* (*Epicharoides*) *picta* (*Smith, 1874*) (*Apidae: Centridini*) *no município de Viçosa, MG Brasil*. Dissertação (Mestrado em Entomologia). Viçosa-MG, Universidade Federal de Viçosa, 119p.
- Werneck, H.A., Oliveira Campos, L.A. (2020). A study of the biology of *Epicharis* (*Epicharoides*) *picta* using emergence-traps. *Journal of Hymenoptera Research*. 80: 147-167.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. 2.ed. New York: Springer-Verlag. 268p.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L.D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T.L., Miller, E., Bache, S.M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D.P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*. 4(43): 1686.
- Williams, K.A., Bartholomay, P.R., Oliveira, M.L. (2017). Species groups of *Traumatotutilla* André (Hymenoptera: Mutillidae). *Insecta Mundi*. 0533: 1-38.
- Wolf, S., Toev, T., Moritz, R.L., Moritz, R.F. (2012). Spatial and temporal dynamics of the male effective population size in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Population Ecology*. 54: 115-124.
- Zar, J.H. (2010). *Biostatistical analysis*. 5.ed. New Jersey: Pearson, Prentice Hall. 960p.
- Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S. (2010). Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*. 79(3): 674-681.

**CAPÍTULO 2 - FONTES DE RECURSOS FLORAIS UTILIZADAS POR *Epicharis*
(*Epicharis*) *flava* Friese (Hymenoptera, Apinae) EM NÍVEL POPULACIONAL E
INDIVIDUAL**

RESUMO

Abelhas *Epicharis flava* são importantes polinizadores de plantas nativas e cultivadas. No entanto, há uma lacuna no conhecimento sobre o uso de fontes florais por essas abelhas em áreas de nidificação e sobre a variação no uso de recursos entre as fêmeas. Este estudo investigou o uso de fontes florais em uma agregação de ninhos de *E. flava* situada em uma área periurbana modificada antropicamente, dentro de uma Floresta Estacional Semidecidual. A palinologia foi utilizada para identificar fontes de recursos e interações entre fêmeas e plantas, enquanto redes de interação ecológica baseadas em indivíduos permitiram a detecção de padrões de especialização no uso de recursos. Assim, durante a estação chuvosa, foram coletadas 70 amostras de pólen diretamente das escopas de diferentes fêmeas após voos de forrageio. Para avaliar a variação no uso de fontes florais entre fêmeas da mesma agregação, 30 subamostras obtidas em uma única manhã foram utilizadas. A análise quantitativa incluiu métricas de redes de interação entre fêmeas e plantas, como grau, distribuição de grau, aninhamento (NODF2), modularidade (Q), especialização individual (E) e agrupamento (Cws). Foram identificados 138 tipos polínicos pertencentes a 31 famílias e 81 gêneros botânicos. *Byrsonima* sp. e *Psidium* sp. foram as espécies mais abundantes, correspondendo a 48% e 12% da abundância relativa e estiveram presentes em 85% e 58% das amostras, respectivamente. Em uma única manhã, as fêmeas interagiram com três a 12 plantas na rede, e a distribuição de grau seguiu uma lei de potência. A maioria das fêmeas utilizou *Byrsonima* sp. e *Psidium* sp. em maior abundância, enquanto algumas usaram fontes alternativas, como *Euphorbia* sp.2, *Fridericia speciosa* Mart. e *Chamaecrista* sp.1. A rede de interações apresentou uma estrutura modular ($Q = 0,63$) e não aninhada ($NODF2 = 13,71$), com um grau de especialização individual ($E = 0,71$) e um grau de agrupamento negativo ($Cws = -0,080$). Dessa forma, há uma tendência para especialização individual dentro da população, com cada fêmea utilizando combinações únicas de recursos. A modularidade observada aponta para a formação de grupos de fêmeas que compartilham subconjuntos específicos de fontes florais, criando módulos distintos dentro da rede de interações, especialmente em torno de *Byrsonima* sp. e *Psidium* sp.. A baixa hierarquia na utilização dos recursos, evidenciada pelo baixo aninhamento, reforça a organização modular da rede. Portanto, *Byrsonima* e *Psidium* foram as fontes florais predominantes utilizadas por *E. flava*, tanto em nível populacional quanto individual. A especialização individual no uso de recursos entre as fêmeas de uma mesma agregação de ninhos pode ser vantajosa, reduzindo a vulnerabilidade da população a mudanças ambientais. Além disso, as fontes florais identificadas são úteis para a elaboração de planos de manejo que visem à conservação de *Epicharis flava* em áreas de Mata Atlântica.

Palavras-chave: nicho trófico, variação individual no uso de recursos, entomopalinologia, abelhas coletoras de óleo floral, Epicharitini

ABSTRACT

Bees of the species *Epicharis flava* are significant pollinators of both native and cultivated plants. However, there is a gap in knowledge regarding the use of floral resources by these bees in nesting areas and the variation in resource use among females. This study examined the use of floral resources in a nest aggregation of *E. flava* located in a peri-urban area that has been anthropogenically modified, within a Semi-Deciduous Seasonal Forest. Palynological analysis was employed to identify resource sources and interactions between females and plants, while individual-based ecological interaction networks revealed patterns of resource specialization. During the rainy season, 70 pollen samples were collected directly from the scopae of different females after foraging flights. To assess variation in floral resource use among females within the same aggregation, 30 subsamples collected in a single morning were analyzed. The quantitative analysis included metrics of interaction networks between females and plants, such as degree, degree distribution, nestedness (NODF2), modularity (Q), individual specialization (E), and clustering (Cws). A total of 139 pollen types were identified, belonging to 31 families and 82 botanical genera. *Byrsonima* sp. and *Psidium* sp. were the most abundant species, representing 48% and 12% of the relative abundance and present in 85% and 58% of samples, respectively. In a single morning, females interacted with three to twelve plant species within the network, and the degree distribution followed a power law. Most females used *Byrsonima* sp. and *Psidium* sp. more abundantly, while some utilized alternative sources such as *Euphorbia* sp.2, *Fridericia speciosa*, and *Chamaecrista* sp.1. The interaction network exhibited a modular structure ($Q = 0.63$) and was non-nested ($NODF2 = 13.71$), with a degree of individual specialization ($E = 0.71$) and a negative clustering coefficient ($Cws = -0.080$). This indicates a tendency for individual specialization within the population, with each female utilizing unique combinations of resources. The observed modularity suggests the formation of groups of females that share specific subsets of floral resources, creating distinct modules within the interaction network, particularly around *Byrsonima* sp. and *Psidium* sp. The low hierarchy in resource use, evidenced by the low nestedness, reinforces the modular organization of the network. Thus, *Byrsonima* and *Psidium* were the predominant floral resources used by *E. flava* at both the population and individual levels. Individual specialization in resource use among females within the same nest aggregation may be advantageous by reducing the population's vulnerability to environmental changes. Additionally, the identified floral resources are valuable for developing management plans aimed at conserving *Epicharis flava* in Atlantic Forest areas.

Keywords: trophic niche, individual variation in resource use, entomopalynology, oil-collecting bees, Epicharitini.

2.1 INTRODUÇÃO

Abelhas coletoras de óleo dependem de fontes florais para obter recursos alimentares e de nidificação. As fêmeas usam néctar para alimentação própria, pólen para alimentar as larvas e óleos para revestir as células de cria e fornecer energia ao alimento larval (Vogel, 1974; Simpson e Neff, 1981; Buchmann, 1987; Alves-dos-Santos *et al.*, 2007). Embora o néctar e o pólen possam ser obtidos na maioria das flores de angiospermas, o óleo floral é produzido por apenas doze famílias botânicas: Calceolariaceae, Cucurbitaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Plantaginaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae, Stilbaceae e Solanaceae (Possobom e Machado, 2018; Oliveira *et al.*, 2022). Dentre estas, espécies de Malpighiaceae são a única fonte de óleo floral registrada para abelhas do gênero *Epicharis* (Martins *et al.*, 2015; Martins e Melo, 2016), apesar de essas abelhas utilizarem néctar e pólen de uma variedade de fontes botânicas (Gaglianone, 2005; Thiele e Inouye, 2007; Rocha Filho *et al.*, 2008).

O uso de fontes de recursos florais pelas abelhas pode ser caracterizado por um continuum entre o hábito oligolético, onde as abelhas são especialistas e utilizam recursos de plantas da mesma família, subfamília ou tribo, e o hábito polilético, onde são generalistas e exploram uma diversidade de plantas sem relação taxonômica (Waser e Ollerton, 2006). Para espécies de *Epicharis*, registros na literatura mostram uma preferência consistente pelo pólen de *Byrsonima* (Malpighiaceae) (Gaglianone, 2001), tanto em estudos de visitaç o floral (Granja e Barros, 1992; Teixeira e Machado, 2000; Sigrist e Sazima, 2004; Oliveira *et al.*, 2007; Dunley *et al.*, 2009; Boas *et al.*, 2013) quanto atrav s da an lise da composi o de cargas pol nicas (Werneck *et al.*, 2015; Carvalho e Raw, 2017; Matos e Gaglianone, 2024) e da provis o larval (Gaglianone, 2005; Martins *et al.*, 2019).

Ainda que as popula es de abelhas possam ser generalistas ou especialistas,   importante considerar a especializa o individual no uso de recursos. Essa especializa o foi demonstrada em uma ampla gama de t xons (Bolnick *et al.*, 2003), incluindo abelhas com diferentes h bitos de nidifica o e n veis de socialidade (Faria, 2014; Ara jo *et al.*, 2021; Kle ka *et al.*, 2022; Ye *et al.*, 2024). A especializa o individual ocorre quando, apesar da mesma disponibilidade

de recursos no ambiente, os indivíduos variam no uso de recursos e utilizam um subconjunto restrito dos recursos explorados pela população como um todo (Bolnick *et al.*, 2002; Dall *et al.*, 2012).

Nesse sentido, diversos padrões de uso de recursos podem surgir das variações individuais. Um deles é a sobreposição entre dietas individuais e entre indivíduos na população. Outra situação é a especialização, formando subconjuntos das dietas generalistas. Também é possível que haja grande variação entre dietas individuais, com pouca sobreposição, ou que indivíduos se agrupem em conjuntos com dietas sobrepostas (Araújo *et al.*, 2008).

Das 38 espécies de abelhas *Epicharis* descritas (Moure e Melo, 2023; Villamizar e Vivallo, 2024), *Epicharis (Epicharis) flava* Friese, 1900 se destaca como um importante polinizador de plantas nativas (Boas *et al.*, 2003; Aguiar e Gaglianone, 2008; Gaglianone *et al.*, 2010; Bittencourt *et al.*, 2011; Benevides *et al.*, 2013; Tavares *et al.*, 2018) e cultivadas de alto valor econômico no Brasil (Gaglianone *et al.*, 2010; Giannini *et al.*, 2020). Estudos anteriores analisaram as cargas polínicas de *Epicharis flava* durante o forrageio em diferentes ambientes, incluindo áreas de floresta amazônica (Araújo-Romeiro *et al.*, 2023), área urbana no bioma mata atlântica (Matos e Gaglianone, 2024), e área rural no bioma cerrado (Vilhena *et al.*, 2012; Rabelo *et al.*, 2015). No entanto, essa avaliação em áreas de nidificação é inédita para esta espécie, assim como o estudo da variação do uso dos recursos entre fêmeas que compartilham a mesma agregação de ninhos.

O uso de fontes florais pelas abelhas pode ser investigado por meio da palinologia, uma abordagem eficaz para conhecer as fontes de recursos e as interações entre abelhas e plantas (Mendonça *et al.*, 2022). A partir da identificação polínica, a variação individual no uso de recursos pode ser investigada por meio de redes de interação ecológica baseadas em indivíduos (Guimarães, 2020), o que possibilita a detecção de padrões de especialização no uso de recursos (Araújo *et al.*, 2009). Assim, a combinação da palinologia e das redes de interação fornece uma compreensão abrangente do uso de fontes florais por abelhas, tanto em nível populacional quanto individual.

Nesse contexto, este estudo objetivou responder às seguintes perguntas: (1) Quais são as fontes de recursos florais utilizadas por fêmeas de *E. flava* e como variam em termos de abundância? e (2) Há variação no uso de fontes de recursos florais entre fêmeas de uma mesma agregação de ninhos? Para a primeira

pergunta, a hipótese é de que haverá um maior uso de pólen de *Byrsonima* em termos de abundância e frequência, devido à preferência conhecida das abelhas *Epicharis* por plantas desse gênero da família Malpighiaceae. A segunda pergunta possui um caráter descritivo em um campo de pesquisa ainda pouco explorado, com o objetivo de levantar informações que possam embasar novos estudos.

2.2 OBJETIVOS

Este estudo tem como objetivo geral investigar o uso de fontes de recursos florais por abelhas *Epicharis flava* em nível populacional e individual. Para isso, foram traçados os seguintes objetivos específicos:

- a. Analisar a composição, riqueza, abundância e frequência de tipos polínicos utilizados por fêmeas de *E. flava*;
- b. Caracterizar a rede de interação entre fêmeas de *E. flava* e tipos polínicos utilizados como fontes de recursos florais;
- c. Verificar se há variação individual no uso de fontes de recursos florais entre fêmeas de uma mesma agregação de ninhos.

2.3 MATERIAIS E MÉTODOS

2.3.1 Amostragem polínica

Amostras de pólen foram obtidas diretamente das escopas de fêmeas quando retornavam aos ninhos em uma agregação após voos de forrageio, em área descrita no Capítulo 1 (Área de estudo). Para isso, as fêmeas foram capturadas com rede entomológica e transferidas para um instrumento de contenção (**Figura 2.1 A**). Com o auxílio de um palito de madeira descartável, as cargas polínicas foram retiradas das escopas das fêmeas, armazenadas individualmente em tubos tipo Falcon de 15 ml e etiquetadas com as informações de data e hora.

A amostragem foi realizada mensalmente entre novembro de 2022 e fevereiro de 2023, sempre das 8h às 12h. No mês de novembro, foram coletadas 40 amostras, enquanto nos meses subsequentes foram obtidas 10 amostras em cada, totalizando 70 amostras polínicas ao longo do período de estudo.

Para evitar a recaptura de uma mesma fêmea no mesmo dia, as abelhas capturadas para a retirada das amostras polínicas foram marcadas com tinta colorida não tóxica (Posca Uniball®) (**Figura 2.1 B**) e liberadas na área da agregação. Dessa forma, assume-se que cada amostra polínica é proveniente de uma fêmea diferente. Além disso, a cada nova fêmea capturada, os instrumentos utilizados para contê-las foram limpos com algodão e álcool e novos palitos de madeira foram usados, a fim de evitar a contaminação das amostras.

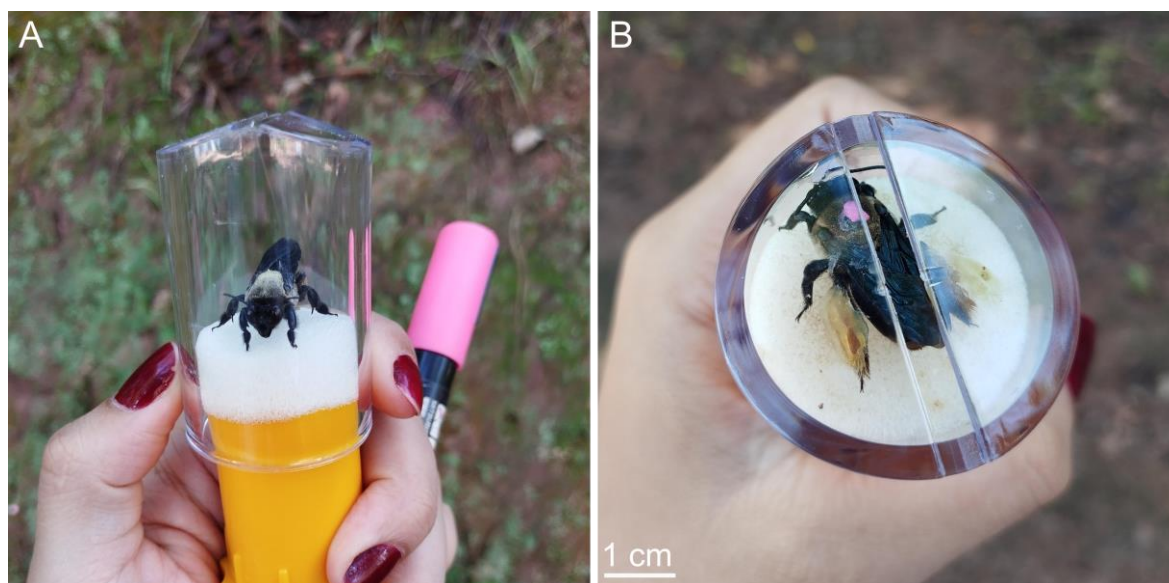


Figura 2.1 Instrumento de contenção de abelhas utilizado para a retirada de recursos das escopas e marcação no mesossoma de fêmeas de *Epicharis flava*.

2.3.2 Acetólise e montagem de lâminas

As amostras polínicas obtidas foram transportadas para o Setor de Ecologia Experimental (UENF/CBB/LCA), onde receberam 1 ml de ácido acético glacial e, no mínimo 24 horas depois, foram submetidas ao processo de acetólise, adaptado do protocolo de Erdtman (1943, 1952) e descrito a seguir.

O material armazenado em ácido acético glacial foi submetido à centrifugação por 10 minutos (3000 rpm). Após o descarte do sobrenadante, cada amostra recebeu 1 ml da mistura acetolítica (9:1 anidrido acético + ácido sulfúrico). Em banho-maria a 80°C, as amostras foram agitadas com um bastonete de vidro durante dois minutos. O material foi então centrifugado novamente, por 10 minutos (3000 rpm) e o sobrenadante descartado. Em seguida, 1 ml de água destilada e duas gotas de álcool 70% foram acrescentados em cada tubo. Outra centrifugação

foi realizada por 10 minutos (3000 rpm), o sobrenadante foi descartado e 1 ml de uma mistura de glicerina (1:1 água + glicerina) foi acrescentado. Após uma hora, uma última centrifugação foi realizada por 10 minutos (3000 rpm), o sobrenadante foi descartado e os tubos foram armazenados de cabeça para baixo, para que toda a glicerina escorresse, evitando a hiper-hidratação dos grãos de pólen.

Após o processo de acetólise, três lâminas foram preparadas de cada amostra, configurando triplicatas. Nesta etapa, porções das amostras polínicas foram incorporadas em gelatina glicerinada preparada pelo método de Kisser (Kearns e Inouye, 1993) sobre as lâminas. Em seguida, as lâminas foram seladas com lamínula e parafina aquecida e identificadas com etiqueta padronizada para posterior depósito na Palinoteca do Laboratório de Ciências Ambientais (CBB/UENF).

2.3.3 Identificação e contagem de tipos polínicos

A identificação dos grãos de pólen foi realizada com base na morfologia, seguindo o conceito de "tipos polínicos", que descreve a proximidade entre o material analisado e um grupo taxonômico específico (Erdtman, 1952). Para a análise qualitativa, as lâminas foram observadas sob microscópio óptico (Leica DM1000), e cada tipo polínico foi registrado por meio de fotomicrografias, utilizando uma câmera acoplada ao microscópio (Leica DFC295) e o *software* Leica *Application Suite* V4, em ampliações de 40x e/ou 100x.

A análise quantitativa dos grãos de pólen foi realizada com a contagem de 500 grãos por amostra (Lau *et al.*, 2018). Amostras que não possuíam 500 grãos foram não foram utilizadas.

Com base nas fotomicrografias, os tipos polínicos foram identificados no menor nível taxonômico possível, utilizando o sistema de classificação das angiospermas APG IV (Stevens, 2001). A identificação foi realizada por comparação com laminários de referência depositados na Palinoteca do Laboratório de Ciências Ambientais (CBB/UENF), bem como em sites e literatura especializada em palinotaxonomia (Roubik e Moreno, 1991; Silva *et al.*, 2014; Ybert *et al.*, 2016; Ybert *et al.*, 2017 a, b; Ybert *et al.*, 2018; RCPol, 2024).

Após a identificação dos tipos polínicos, foram realizadas buscas bibliográficas sobre o hábito das plantas e os recursos florais que oferecem. As

informações sobre o hábito das plantas foram obtidas no banco de dados online REFLORE (2024), enquanto os dados sobre os recursos florais foram coletados em catálogos (RCPol, 2024), considerando o nível taxonômico identificado, seja a nível de espécie, gênero ou família. Nos casos em que não foi possível a identificação taxonômica a nível de espécie, recorreu-se a informações de plantas do mesmo gênero ou família.

2.3.4 Análise de dados

Parte das análises de dados foram realizadas no *software* R versão 4.4.1 (R Core Team, 2024), indicadas no texto a seguir pelo uso de pacotes e funções. Outras análises foram realizadas no *software* DIETA versão 1.0 (Araújo *et al.*, 2008).

As fontes florais (identificadas a partir dos tipos polínicos) foram analisadas quanto à composição (lista de espécies), riqueza (número total de tipos polínicos), abundância total (número total de grãos de pólen de cada tipo polínico), abundância relativa (percentual que a abundância do tipo polínico ocupou em relação ao total de grãos de pólen computados) e frequência (percentual de amostras (abelhas) em que cada tipo polínico ocorreu em relação ao total de amostras).

A eficiência da amostragem foi avaliada por três estimadores de riqueza: Chao1 (baseado no número de tipos polínicos com abundância de apenas um ou dois grãos), Bootstrap (baseado na frequência de todos os tipos polínicos) e Jackknife 1 (baseado no número de tipos polínicos que ocorreram em apenas uma amostra) (Silva *et al.*, 2022). Estas estimativas foram realizadas através dos pacotes “*iNext*” (Hsieh *et al.*, 2015) e “*vegan*” (Oksanen *et al.*, 2018).

A variação individual no uso de fontes de recursos florais pelas fêmeas foi investigada através de rede de interações entre os indivíduos (representados pelas fêmeas) e fontes florais (representadas pelos tipos polínicos). Para isso, um subconjunto de 30 amostras coletadas em um único dia do mês de novembro de 2022, seguindo a metodologia descrita no tópico 2.3.1, foi utilizado. Esse critério foi empregado para evitar viés temporal da disponibilidade de recursos florais no ambiente na variação do uso de recursos pelas fêmeas. Além disso, ressalta-se que a variação individual no uso de recursos foi analisada na escala de uma carga polínica. Por fim, matrizes de incidência e de abundância foram preparadas para o cálculo de métricas e índices (Melo *et al.*, 2016):

1. **Grau:** número de conexões que um nó (indivíduo ou planta) tem com outros nós em uma rede.

2. **Distribuição de grau:** frequência dos diferentes graus entre os nós em uma rede. Essa distribuição é avaliada por meio de modelos que se ajustam aos dados observados. Os modelos incluem a distribuição exponencial, de lei de potência e distribuição de potência truncada. A seleção do modelo mais adequado foi realizada utilizando a função '*degreedistr*', com base no Critério de Informação de Akaike (AIC), onde o modelo com o menor valor de AIC é considerado o mais explicativo para os dados (Akaike, 1973).

3. **Aninhamento:** nós mais especializados interagem com um subconjunto dos nós mais generalistas. O nível de aninhamento foi avaliado pelo método NODF2 (Almeida-Neto *et al.*, 2008) através da função "*nested*", onde 0 indica não aninhamento e 100 indica perfeito aninhamento.

4. **Modularidade:** organização em compartimentos, de modo que os nós interagem frequentemente entre si, mas pouco com outros nós fora dos compartimentos. O nível de modularidade foi avaliado pelo algoritmo QuanBiMo (Dormann *et al.*, 2014) através da função "*computeModules*", onde 0 indica ausência de modularidade e 1 indica máxima modularidade.

5. **Grau de especialização (E):** nível de especialização dos indivíduos da população. O grau foi avaliado pelo valor de E, onde 0 indica o uso idêntico de fontes florais e 1 indica total diferença no uso de fontes florais entre os indivíduos (Araújo *et al.*, 2008).

6. **Grau de agrupamento (C_{ws}):** nível em que indivíduos de uma população podem se organizar em grupos especializados. O grau de agrupamento foi avaliado pelo coeficiente de agrupamento C_{ws} , que compara a densidade geral de interações na rede com a densidade de interações em torno dos nós dos indivíduos. Se os indivíduos utilizarem combinações únicas de fontes florais, C_{ws} será negativo e tenderá a -1. Se os indivíduos utilizarem fontes florais de forma totalmente aleatória, C_{ws} será 0. Se os indivíduos se organizarem em grupos distintos que partilham um subconjunto comum de fontes florais, formarão *clusters*, C_{ws} será positivo e tenderá a +1 (Araújo *et al.*, 2008).

As métricas de grau de especialização e de agrupamento foram analisadas no programa DIETA, que emprega o procedimento de Monte Carlo com 1000 aleatorizações para se formar o modelo nulo e a ele comparar os valores

observados. Por fim, um grafo e uma matriz de adjacência foram gerados com as funções “*plotweb*” e “*plotModuleWeb*”, respectivamente. Estas e outras funções citadas estão disponíveis no pacote “*bipartite*” (Dormann *et al.*, 2008; Dormann *et al.*, 2009; Dormann, 2024).

2.4 RESULTADOS

2.4.1 Composição, riqueza, abundância e frequência de tipos polínicos

Das 70 amostras polínicas analisadas, 68 continham o número mínimo de 500 grãos de pólen. Nessas 68 amostras, foram identificados 138 tipos polínicos. A riqueza observada de tipos polínicos representou 89%, 83% e 69% da riqueza estimada por Chao1, Bootstrap e 69% Jackknife1, respectivamente (**Figura 2.2**).

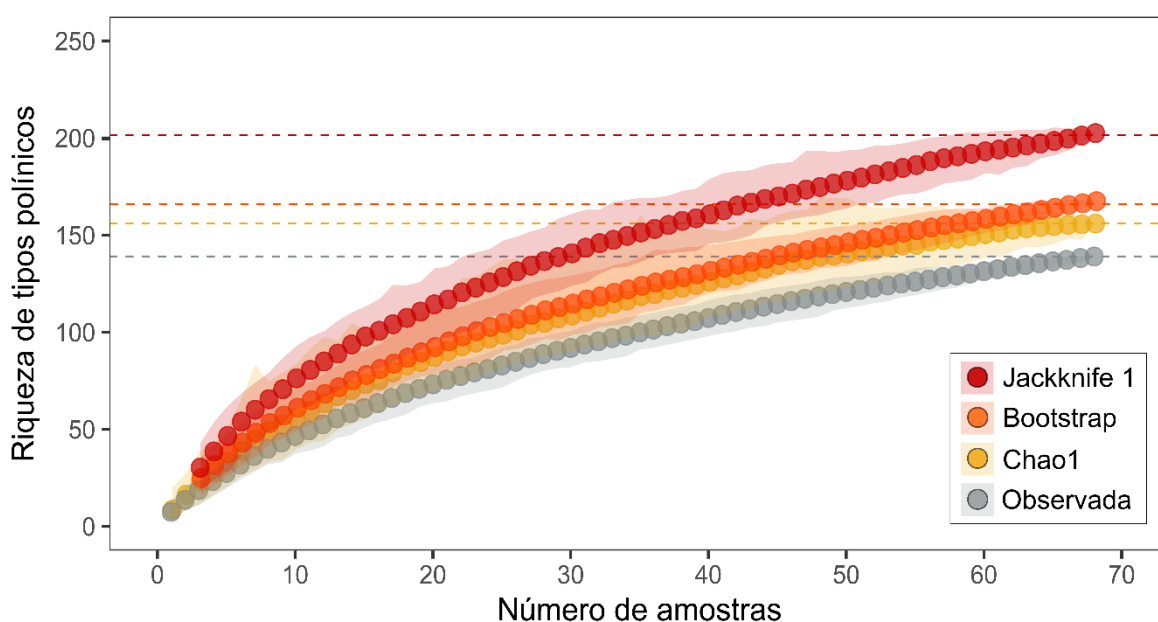


Figura 2.2 Curva de acumulação de tipos polínicos observados e estimados por Chao1, Bootstrap e Jackknife 1.

Do total de 138 tipos polínicos, 124 são de 81 gêneros de 31 famílias botânicas e 14 tipos polínicos não foram identificados (**Tabela 2.1**). As famílias botânicas com maior riqueza de tipos polínicos foram Fabaceae (n= 23 tipos polínicos), Euphorbiaceae (n= 15), Bignoniaceae (n= 13), Rubiaceae (n= 10) e Malpighiaceae (n= 9).

Em termos de abundância relativa (**Tabela 2.1**), a família Malpighiaceae foi a mais representativa com 51%, seguida por Myrtaceae (15%), Fabaceae (9%), Euphorbiaceae (7%) e Bignoniaceae (4%). As outras 26 famílias botânicas somaram 14% do total de grãos de pólen analisados.

Do total de grãos de pólen quantificados, 48% corresponderam a *Byrsonima* sp. (Malpighiaceae; **Figura 2.6: 76**) e 13% a *Psidium* sp. (Myrtaceae; **Figura 2.7: 97**). Os demais 136 tipos polínicos tiveram abundâncias inferiores a 4%. Além disso, *Byrsonima* sp. e *Psidium* sp. ocorreram em 85% e 57% das amostras, respectivamente (**Tabela 2.1**).

Embora em baixa abundância relativa, outros quatro tipos polínicos se destacaram pela frequência de ocorrência: *Miconia* sp. (Melastomataceae; **Figura 2.7: 87**) com frequência em 21% das amostras, *Passiflora alata* Curtis (Passifloraceae; **Figura 2.7: 100**) com ocorrência em 27% das amostras, *Stigmaphyllon* sp.1 (**Figura 2.7: 83**), *Stigmaphyllon* sp.2 (**Figura 2.7: 84**) (Malpighiaceae), com frequência em 25% e 21% das amostras, respectivamente (**Tabela 2.1**).

Dos 125 tipos polínicos identificados, 38 são fontes de néctar, 55 oferecem tanto néctar quanto pólen, 22 são fontes de pólen, e nove fornecem óleo e pólen (**Tabela 2.1**). As fontes de néctar incluem tipos polínicos das famílias Anacardiaceae, Bignoniaceae, Fabaceae, Humiriaceae, Lamiaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Moraceae, Nyctaginaceae, Passifloraceae, Polygalaceae, Rubiaceae e Sapindaceae, com Bignoniaceae sendo a mais abundante. As fontes que podem oferecer tanto néctar quanto pólen compreendem tipos polínicos das famílias Acanthaceae, Anacardiaceae, Araliaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lecythidaceae, Malvaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Salicaceae e Turneraceae, destacando-se Euphorbiaceae e Fabaceae como as mais abundantes. As fontes exclusivas de pólen incluem tipos polínicos das famílias Calophyllaceae, Cannabaceae, Dilleniaceae, Fabaceae, Melastomataceae, Moraceae, Myrtaceae, Poaceae e Solanaceae, com Myrtaceae sendo a mais abundante. Quanto ao óleo floral, a única fonte identificada que oferece este recurso, além de pólen, pertence à família Malpighiaceae (**Tabela 2.1**).

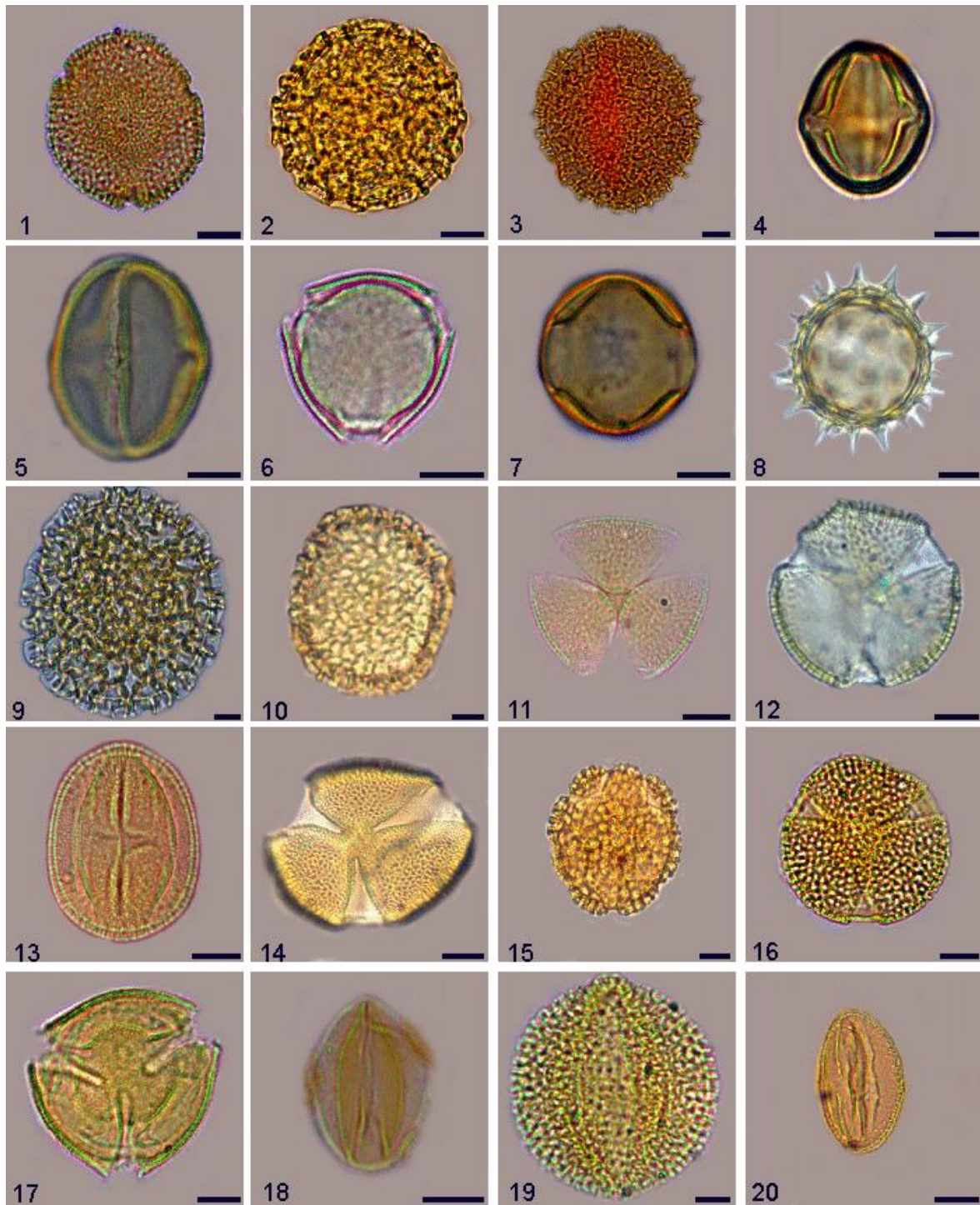


Figura 2.3 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Acanthaceae**: (1) *Blechnum* sp., (2) *Ruellia paniculata*, (3) *Ruellia solitaria*; **Anacardiaceae**: (4) *Schinus terebinthifolia*, (5) *Spondias purpurea*, (6) *Tapirira guianensis*; **Araliaceae**: (7) *Dendropanax* sp.; **Asteraceae**: (8) *Emilia sonchifolia*; **Bignoniaceae**: (9) *Adenocalymma marginatum*, (10) *Adenocalymma* sp., (11) *Arrabidaea selloi*, (12) *Cydistax antisiphilitica*, (13) *Fridericia speciosa*, (14) *Handroanthus chrysotrichus*, (15) *Sparattosperma leucanthum*, (16) *Spathodea campanulata*, (17) *Tabebuia cassinoides*, (18) *Tabebuia labiatus*, (19) *Tabebuia* sp., (20) *Tynanthus labiatus*. Barras de escala: 5 μ m.

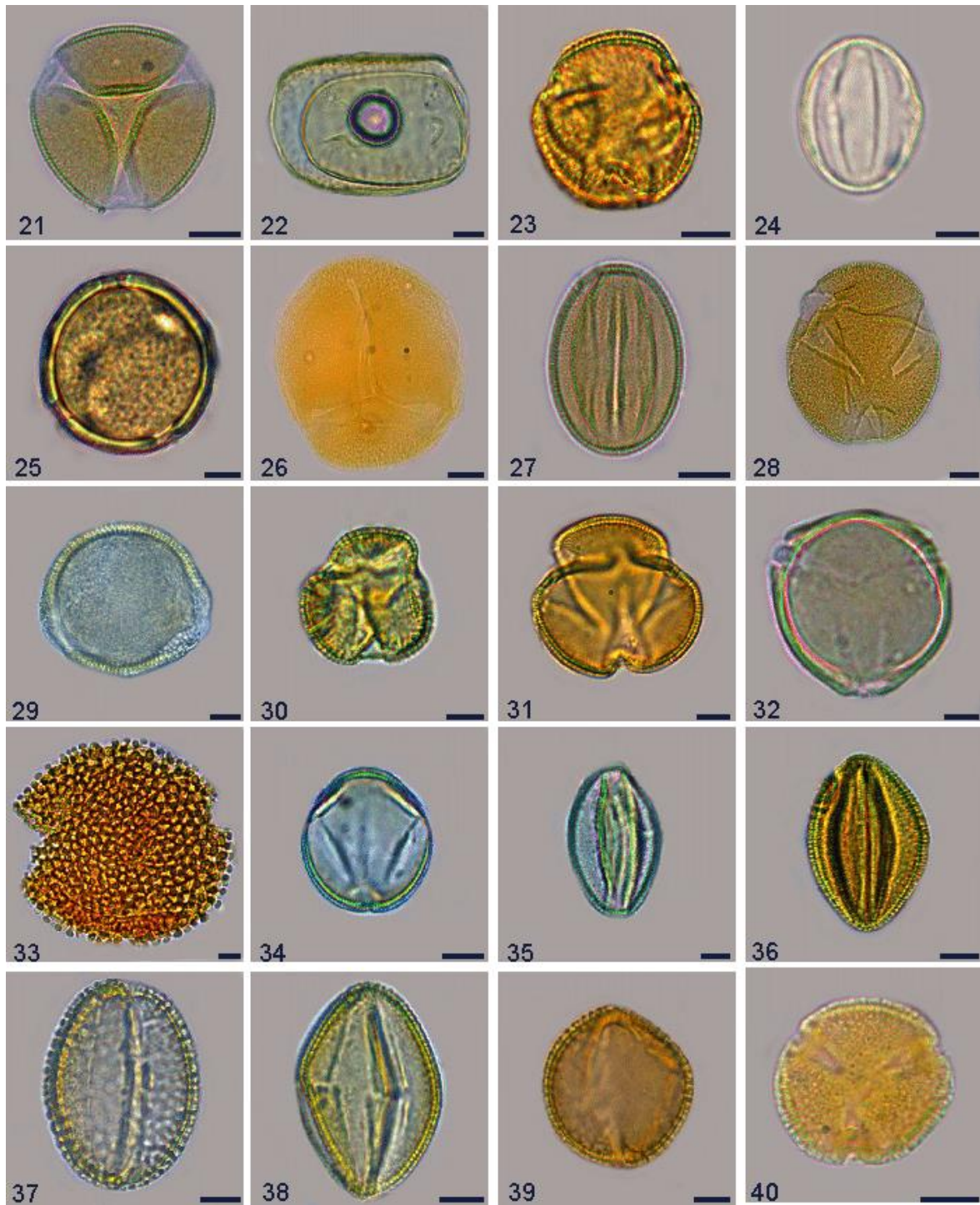


Figura 2.4 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escovas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Bignoniaceae**: (21) *Xylophragma myrianthum*; **Bromeliaceae**: (22) *Tillandsia stricta*; **Calophyllaceae**: (23) *Calophyllum brasiliense*; **Cannabaceae**: (24) *Celtis* sp., (25) *Trema micrantha*; **Convolvulaceae**: (26) *Convolvulaceae* sp., (27) *Jacquemontia densiflora*, (28) *Jacquemontia holosericea*, (29) *Jacquemontia* sp.; **Dilleniaceae**: (30) *Doliocarpus dentatus*, (31) *Tetracera breyniana*; **Euphorbiaceae**: (32) *Alchornea triplinervia*, (33) *Croton* sp., (34) *Euphorbia* sp.1, (35) *Euphorbia* sp.2, (36) *Euphorbia* sp.3, (37) *Euphorbia* sp.4, (38) *Euphorbia* sp.5, (39) *Euphorbiaceae* sp.1., (40) *Euphorbiaceae* sp.2. Barras de escala: 5 μ m.

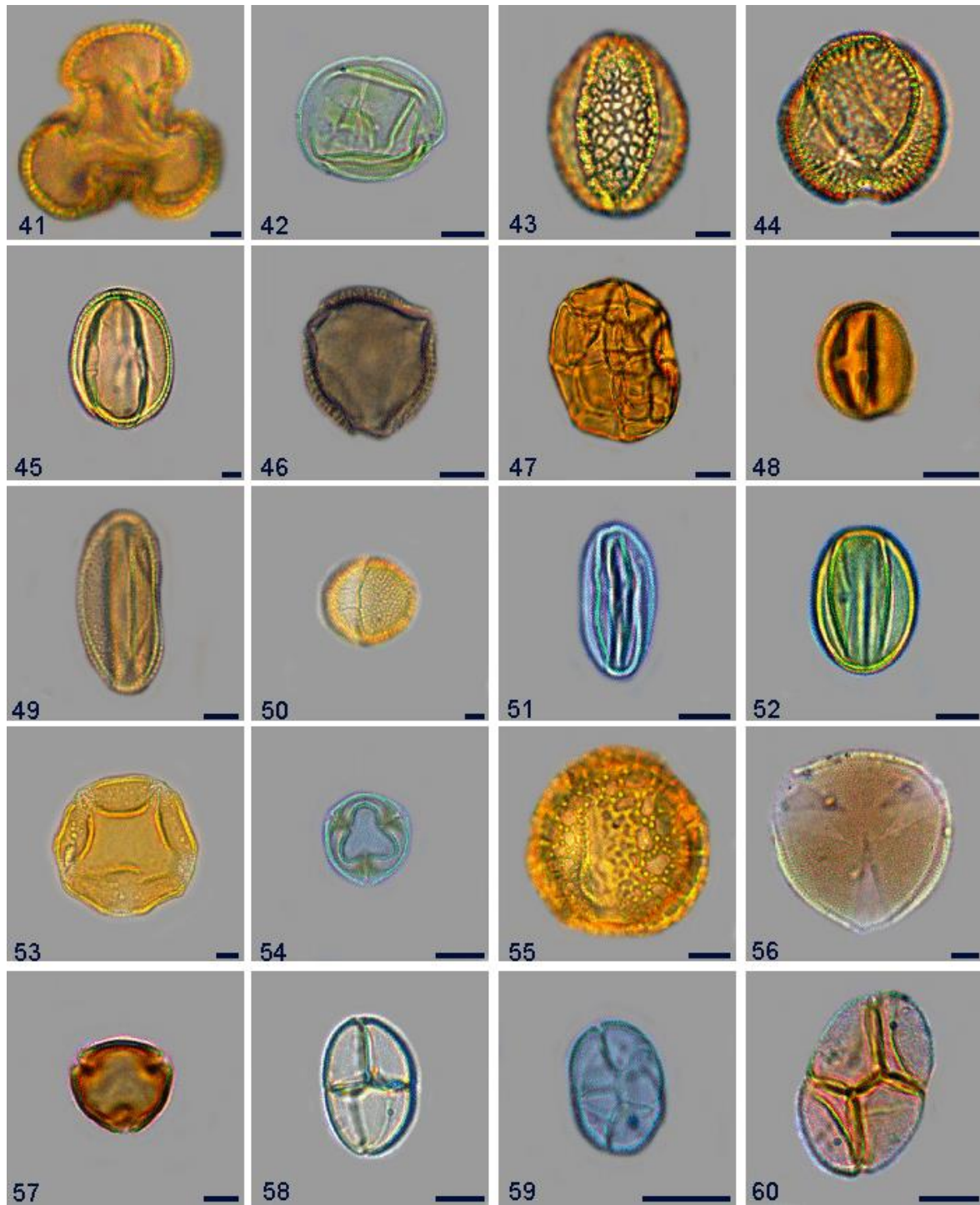


Figura 2.5 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escovas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Euphorbiaceae**: (41) *Euphorbiaceae* sp.3, (42) *Mabea* sp., (43) *Margarita nobilis*, (44) *Sapium* sp., (45) *Sebastiana* sp., (46) *Tragia volubilis*; **Fabaceae**: (47) *Acacia mangium*, (48) *Caesalpinia* sp., (49) *Centrosema* sp., (50) *Centrosema virginianum*, (51) *Chamaecrista* sp.1, (52) *Chamaecrista* sp.2, (53) *Clitoria fairchildiana*, (54) *Dalbergia frutescens*, (55) *Delonix regia*, (56) *Desmodium* sp., (57) *Machaerium lanceolatum*, (58) *Mimosa arenosa*, (59) *Mimosa ceratonia*, (60) *Mimosa invisa*. Barras de escala: 5 μ m.



Figura 2.6 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Fabaceae**: (61) *Mimosa pellita*, (62) *Mimosa pigra*, (63) *Rhynchosia* sp., (64) *Senna occidentalis*, (65) *Senna siamea*, (66) *Senna* sp.1, (67) *Senna* sp.2, (68) *Senna* sp.3, (69) *Swartzia* sp.; **Humiriaceae**: (70) *Humiria balsamifera*; **Lamiaceae**: (71) *Aegiphila* sp.1, (72) *Aegiphila* sp.2; **Lecythidaceae**: (73) *Lecythis lurida*, (74) *Lecythis pisonis*; **Malpighiaceae**: (75) *Byrsonima* sp., (76) *Heteropterys* sp.1, (77) *Heteropterys* sp.2, (78) *Hiraea* sp., (79) *Malpighia* sp.1, *Malpighia* sp.2 (80). Barras de escala: 5 μ m.

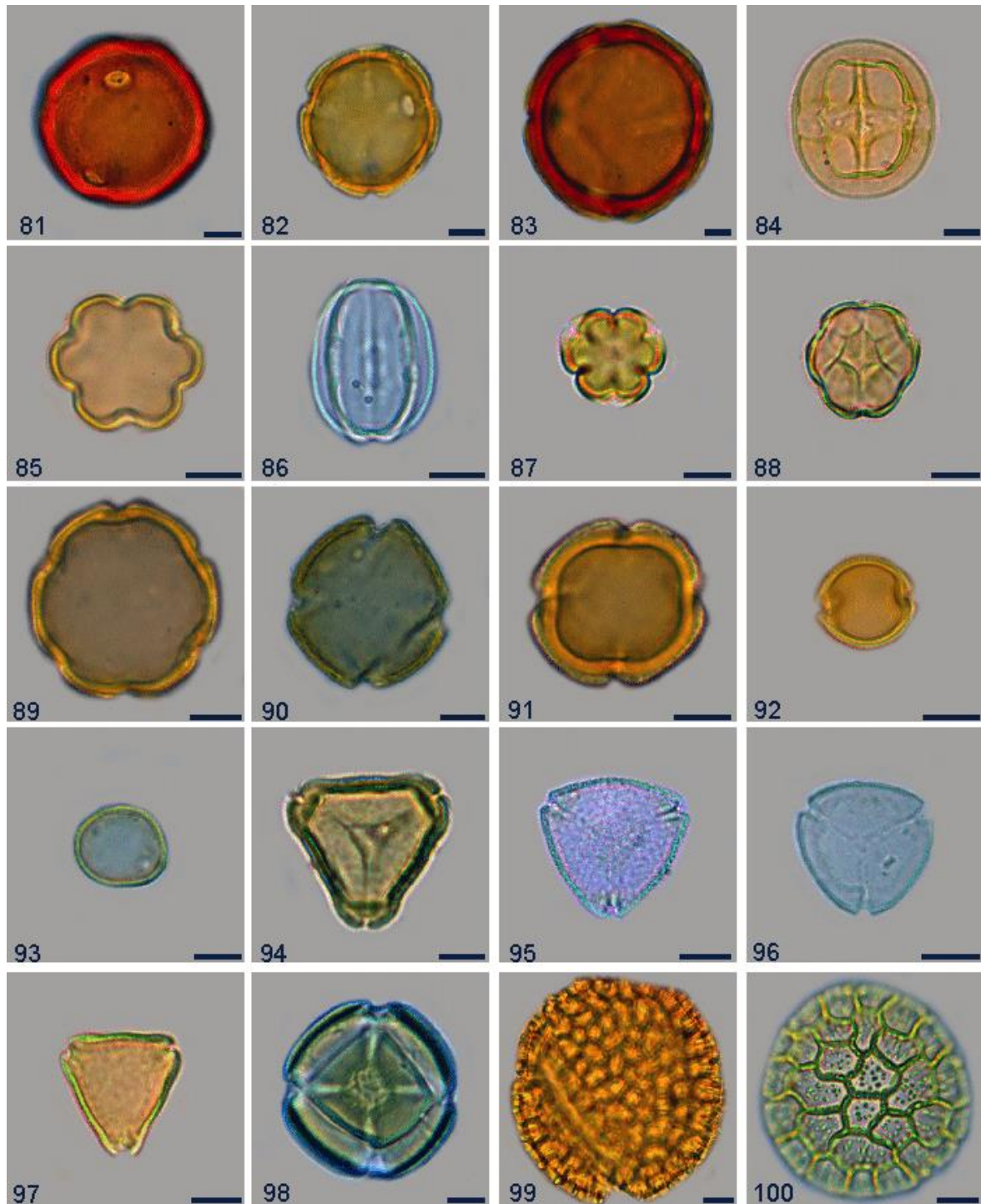


Figura 2.7 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Malpighiaceae**: (81) *Malpighia* sp.3, (82) *Stigmaphyllon* sp.1, (83) *Stigmaphyllon* sp.2; **Malvaceae**: (84) *Melochia* spicata; **Melastomataceae**: (85) *Miconia cinnamomifolia*, (86) *Miconia* sp., (87) *Pleroma hirsutissimum*, (88) *Tibouchina gaudichaudiana*; **Meliaceae**: (89) *Cedrela* sp.1, (90) *Cedrela* sp.2, (91) *Trichilia casaretti*; **Moraceae**: (92) *Morus nigra*, (93) *Soracea* sp.; **Myrtaceae**: (94) *Eucalyptus* sp., (95) *Myrcia* sp., (96) *Psidium* sp., (97) *Syzygium* sp.; **Nyctaginaceae**: (98) *Guaripa* sp.; **Passifloraceae**: (99) *Passiflora alata*, (100) *Passiflora edulis*. Barras de escala: 5 μ m.



Figura 2.8 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escovas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Poaceae**: (101) *Poaceae* sp.1; **Poliganaceae**: (102) *Ecuridaca diversifolia*; **Rubiaceae**: (103) *Alibertia* sp.1, (104) *Alibertia* sp.2, (105) *Alseis involuta*, (106) *Chomelia* sp., (107) *Coccocypselum* sp., (108) *Coutarea hexandra*, (109) *Genipa americana*, (110) *Psychotria* sp.1, (111) *Psychotria* sp.2, (112) *Psychotria* sp.3, (113) *Sabicea villosa*; **Rutaceae**: (114) *Citrus limon*; **Salicaceae**: (115) *Casearia arborea*, (116) *Casearia oblongifolia*, (117) *Casearia* sp.; **Sapindaceae**: (118) *Serjania cuspidata*, (119) *Serjania dentata*; (120) *Solanum* sp.1. Barras de escala: 5 μ m.

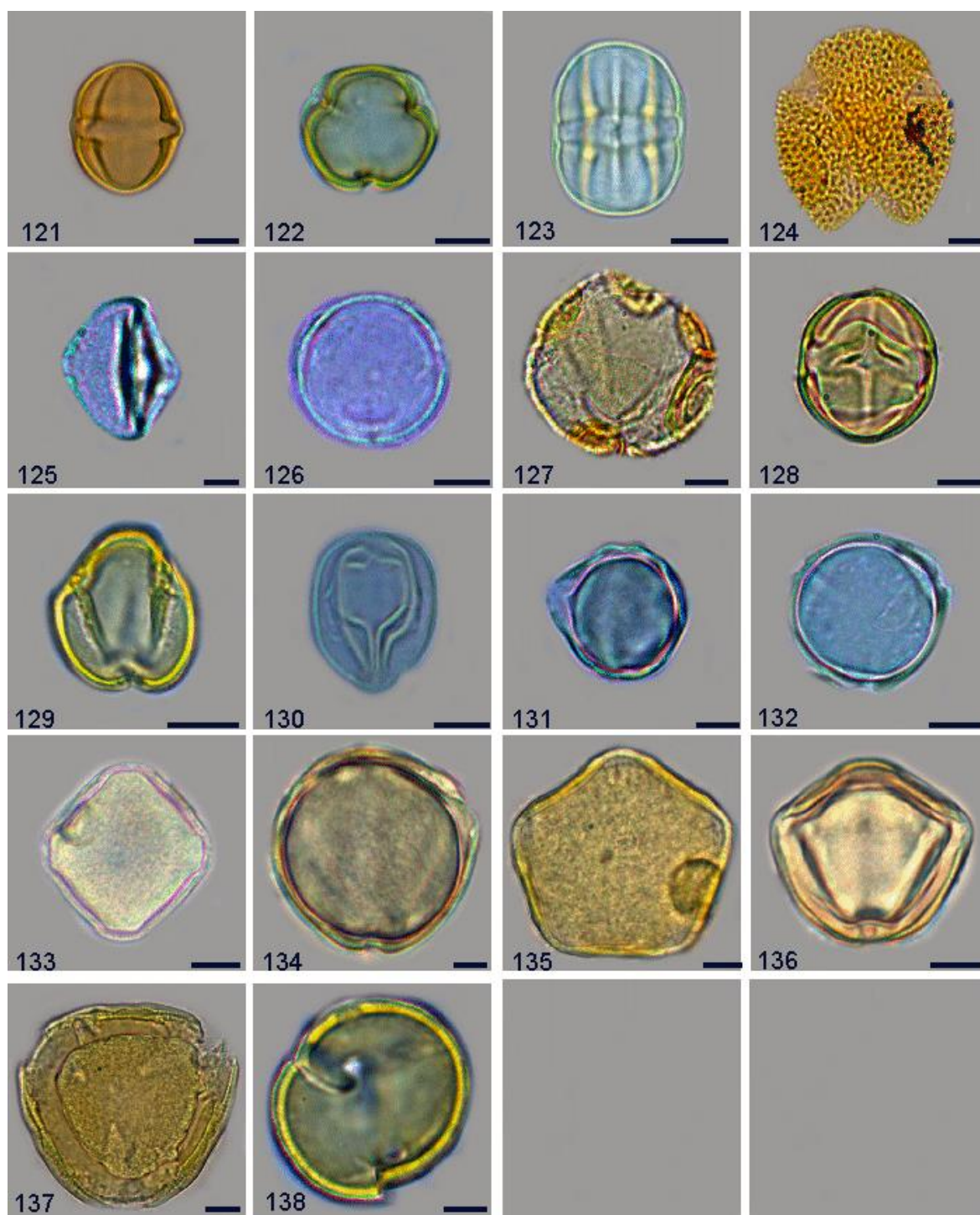


Figura 2.9 Fotomicrografias de tipos polínicos encontrados nas escovas de fêmeas de *Epicharis flava*. **Solanaceae**: (121) *Solanum* sp.2, (122) *Solanum* sp.3, (123) Solanaceae sp. **Turneraceae**: (124) *Turnera* sp.; **Indeterminados**: (125) Indeterminado 1, (126) Indeterminado 2, (127) Indeterminado 3, (128) Indeterminado 4, (129) Indeterminado 5, (130) Indeterminado 6, (131) Indeterminado 7, (132) Indeterminado 8, (133) Indeterminado 9, (134) Indeterminado 10, (135) Indeterminado 11, (136) Indeterminado 12, (137) Indeterminado 13, (138) Indeterminado 14. Barras de escala: 5 μ m.

Tabela 2.1 Composição, riqueza, abundância, frequência, hábito e recurso floral de tipos polínicos analisados a partir do material coletado nas escopas de fêmeas de *Epicharis flava* em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana no município de Campos dos Goytacazes, RJ. Abreviações dos hábitos: arbusto (AB), árvore (AV), erva (E), liana (L), subarbusto (SB), trepadeira (T). Abreviações dos recursos florais: néctar (N), pólen (P), óleo floral (O). Outras abreviações: não determinado (n.d.).

N	Família botânica/Tipo polínico	Abundância de grãos de pólen		Frequência/ Amostras (%)	Hábito	Recurso floral
		Absoluta	Relativa (%)			
Acanthaceae						
1	<i>Blechum</i> sp.	3	0,009	2,941	AB, E, L, T, SB	N, P
2	<i>Ruellia paniculata</i> L.	7	0,021	5,941	AB	N, P
3	<i>Ruellia solitaria</i> Vell.	4	0,012	5,882	E, SB	N, P
Anacardiaceae						
4	<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi	144	0,424		AB, AR	N, P
5	<i>Spondias purpurea</i> L.	113	0,332	1,471	AB, AR	N, P
6	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	150	0,441	1,471	AR	N
Araliaceae						
7	<i>Dendropanax</i> sp.	2	0,006	1,471	AB, AR	N, P
Asteraceae						
8	<i>Emilia sonchifolia</i>	3	0,009	1,471	E	N, P
Bignoniaceae						
9	<i>Adenocalymma marginatum</i> (Cham.) DC.	58	0,171	4,412	L, T	N
10	<i>Adenocalymma</i> sp.	9	0,026	2,941	AB, L	N
11	<i>Arrabidaea selloi</i> (Spreng.) L.G.Lohmann	9	0,026	2,941	L, T	N
12	<i>Cybistax antisiphilitica</i> (Mart.) Mart.	15	0,044	5,882	AV	N
13	<i>Fridericia speciosa</i> Mart.	470	1,382	1,471	AB	N
14	<i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	1	0,003	1,471	AV	N

N	Família botânica/Tipo polínico	Abundância de grãos de pólen		Frequência/ Amostras (%)	Hábito	Recurso floral
		Absoluta	Relativa (%)			
15	<i>Sparattosperma leucanthum</i> (Vell.) K.Schum.	699	2,056	19,118	AV	N
16	<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv.	10	0,029	2,941	AV	N
17	<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.	7	0,021	1,471	AV	N
18	<i>Tabebuia labiatus</i>	3	0,009	2,941	AV	N
19	<i>Tabebuia</i> sp.	6	0,018	1,471	AV	N
20	<i>Tynanthus labiatus</i> (Cham.) Miers	147	0,432	2,941	L, T	N
21	<i>Xylophragma myrianthum</i> (Cham.) Sprague	74	0,218	1,471	L, T	N
Bromeliaceae						
22	<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	2	0,006	1,471	E	N
Calophyllaceae						
23	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	8	0,024	1,471	AV	P
Cannabaceae						
24	<i>Celtis</i> sp.	1	0,003	1,471	AB, AV, SB	P
25	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	4	0,012	4,412	AB, SB	P
Convolvulaceae						
26	Convolvulaceae sp.	1	0,003	1,471	AB, E, L, SB	N, P
27	<i>Jacquemontia densiflora</i> (Meisn.) Hallier f.	466	1,371	4,412	L, T	N, P
28	<i>Jacquemontia holosericea</i> (Weinm.) O'Donell	4	0,012	1,471	L, T	N, P
29	<i>Jacquemontia</i> sp.	1	0,003	1,471	AB, E, SB	N, P
Dilleniaceae						
30	<i>Doliocarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.	5	0,015	1,471	AB, L, T	P
31	<i>Tetracera breyniana</i> Schltdl.	16	0,047	1,471	L, T	P

N	Família botânica/Tipo polínico	Abundância de grãos de pólen		Frequência/ Amostras (%)	Hábito	Recurso floral
		Absoluta	Relativa (%)			
Euphorbiaceae						
32	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	147	0,432	1,471	AB, AV, L, T	N, P
33	<i>Croton</i> sp.	2	0,006	1,471	AB, AV, E, L, SB	N, P
34	<i>Euphorbia</i> sp.1	12	0,035	5,882	AB, AV, E, SB	N, P
35	<i>Euphorbia</i> sp.2	1383	4,068	11,765	AB, AV, E, SB	N, P
36	<i>Euphorbia</i> sp.4	7	0,021	1,471	AB, AV, E, SB	N, P
37	<i>Euphorbia</i> sp.5	1	0,003	1,471	AB, AV, E, SB	N, P
38	<i>Euphorbia</i> sp.6	41	0,121	10,294	AB, AV, E, SB	N, P
39	Euphorbiaceae sp.1	4	0,012	1,471	AB, AV, E, L, SB	N, P
40	Euphorbiaceae sp.2	24	0,071	1,471	AB, AV, E, L, SB	N, P
41	Euphorbiaceae sp.3	284	0,835	1,471	AB, AV, E, L, SB	N, P
42	<i>Mabea</i> sp.	5	0,015	2,941	AB, AV	N, P
43	<i>Margaritaria nobilis</i> L.f.	52	0,153	4,412	AB, AV	N, P
44	<i>Sapium</i> sp. Jacq.	1	0,003	1,471	AB, AV	N, P
45	<i>Sebastiania</i> sp.	3	0,009	1,471	AB, AV, SB	N, P
46	<i>Tragia volubilis</i> L.	287	0,844	2,941	L, T, SB	N, P
Fabaceae						
47	<i>Acacia mangium</i> Willd.	1	0,003	1,471	AV	N, P
48	<i>Caesalpina</i> sp.	3	0,009	1,471	AB, AV	N, P
49	<i>Centrosema</i> sp.	56	0,165	1,471	E, L, SB	N
50	<i>Centrosema virginianum</i> (L.) Benth.	3	0,009	1,471	L	N
51	<i>Chamaecrista</i> sp.1	462	1,359	17,647	AB, AV	N, P
52	<i>Chamaecrista</i> sp.2	911	2,679	19,118	AB, AB, SB	N, P
53	<i>Clitoria fairchildiana</i> R.A.Howard	254	0,747	11,765	AV	N

N	Família botânica/Tipo polínico	Abundância de grãos de pólen		Frequência/ Amostras (%)	Hábito	Recurso floral
		Absoluta	Relativa (%)			
54	<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton var.	425	1,250	14,706	AB, L, T	N, P
55	<i>Delonix regia</i> (Bojer ex Hook.) Raf.	42	0,124	7,353	AV	N, P
56	<i>Desmodium</i> sp.	2	0,006	1,471	L, T	N
57	<i>Machaerium lanceolatum</i> (Vell.) J.F.Macbr.	21	0,062	5,882	L, T	N
58	<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	45	0,132	2,941	AB, AV	N, P
59	<i>Mimosa ceratonia</i> L.	157	0,462	2,941	AB, L, T	N, P
60	<i>Mimosa invisa</i> Mart. ex Colla	16	0,047	2,941	AB, L, SB	N, P
61	<i>Mimosa pellita</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	33	0,097	7,353	AB, L, SB	N, P
62	<i>Mimosa pigra</i> L.	1	0,003	2,941	AB	N, P
63	<i>Rhynchosia</i> sp.	6	0,018	4,412	L, SB	N, P
64	<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link	181	0,532	8,824	AB, SB	P
65	<i>Senna siamea</i> (Lam.) H.S.Irwin & Barneby	131	0,385	1,471	AV	P
66	<i>Senna</i> sp.1	73	0,215	5,882	AB, AV, E, L, SB, T	P
67	<i>Senna</i> sp.2	154	0,453	5,882	AB, AV, E, L, SB, T	P
68	<i>Senna</i> sp.3	174	0,512	2,941	AB, AV, E, L, SB, T	P
69	<i>Swartzia</i> sp.	6	0,018	1,471	AB, AV	P
Humiriaceae						
70	<i>Humiria balsamifera</i> (Aubl.) A.St.- Hil.	5	0,015	2,941	AB, AV	N

N	Família botânica/Tipo polínico	Abundância de grãos de pólen		Frequência/ Amostras (%)	Hábito	Recurso floral
		Absoluta	Relativa (%)			
89	<i>Cedrela</i> sp.1	1	0,003	1,471	AV	N
90	<i>Cedrela</i> sp.2	4	0,012	2,941	AV	N
91	<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	2	0,006	2,941	AB, AV	N
Moraceae						
92	<i>Morus nigra</i> L.	151	0,444	1,471	AB, AV	N
93	<i>Soracea</i> sp.	117	0,344	10,294	AB, AV	P
Myrtaceae						
94	<i>Eucalyptus</i> sp.	479	1,409	13,235	AV	P
95	<i>Myrcia</i> sp.	308	0,906	7,353	AB, AV	P
96	<i>Psidium</i> sp.	4350	12,794	57,353	AB, AV, SB	P
97	<i>Syzygium</i> sp.	2	0,006	2,941	AV	N, P
Nyctaginaceae						
98	<i>Guaripa</i> sp.	4	0,012	1,471	AB, AV, SB	N
Passifloraceae						
99	<i>Passiflora alata</i> Curtis	183	0,538	27,941	L, T	N
100	<i>Passiflora edulis</i> Sims	21	0,062	5,882	L, T	N
Poaceae						
101	Poaceae sp.	5	0,015	5,882	B, E, L, SB	P
Polygalaceae						
102	<i>Securidaca diversifolia</i> (L.) S.F.Blake	2	0,006	1,471	L, T	N
Rubiaceae						
103	<i>Alibertia</i> sp.1	11	0,032	2,941	AB, AV	N, P
104	<i>Alibertia</i> sp.2	29	0,085	7,353	AB, AV	N, P
105	<i>Alseis involuta</i> K.Schum.	10	0,029	8,824	AB	N, P
106	<i>Chomelia</i> sp.	6	0,018	1,471	AB, AV	N, P
107	<i>Coccocypselum</i> sp.	3	0,009	1,471	E	N, P

N	Família botânica/Tipo polínico	Abundância de grãos de pólen		Frequência/ Amostras (%)	Hábito	Recurso floral
		Absoluta	Relativa (%)			
108	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	1	0,003	1,471	AB, AV	N, P
109	<i>Genipa americana</i> L.	17	0,050	1,471	AB, AV	N, P
110	<i>Psychotria</i> sp.1	31	0,091	2,941	AB, AV, E, SB	N, P
111	<i>Psychotria</i> sp.2	14	0,041	5,882	AB, AV, E, SB	N, P
112	<i>Psychotria</i> sp.3	33	0,097	2,941	AB, AV, E, SB	N, P
113	<i>Sabicea villosa</i> Willd. ex Schult.	55	0,162	7,353	AB, L, T	N
Rutaceae						
114	<i>Citrus limon</i> (L.) Osbeck	25	0,074	1,471	AB, AV	N, P
Salicaceae						
115	<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	1	0,003	1,471	AB, AV	N, P
116	<i>Casearia oblongifolia</i> Cambess.	1	0,003	1,471	AB, AV	N, P
117	<i>Casearia</i> sp.	1	0,003	1,471	AB, AV, SB	N, P
Sapindaceae						
118	<i>Serjania cuspidata</i> Cambess.	463	1,362	4,412	L, T	N
119	<i>Serjania dentata</i> (Vell.) Radlk.	1	0,003	1,471	L, T	N
Solanaceae						
120	<i>Solanum</i> sp.1	220	0,647	7,353	AB, AV, E, L, SB	P
121	<i>Solanum</i> sp.2	458	1,347	8,824	AB, AV, E, L, SB	P
122	<i>Solanum</i> sp.3	562	1,653	8,824	AB, AV, E, L, SB	P
123	<i>Solanaceae</i> sp.	113	0,332	5,882	AB, AV, E, L, SB	P
Turneraceae						
124	<i>Turnera</i> sp.	1	0,003	1,471	AB, AV, E, SB	N, P
Indeterminados						
125	Indeterminado 1	3	0,009	1,471	n.d.	n.d.
126	Indeterminado 2	10	0,029	1,471	n.d.	n.d.
127	Indeterminado 3	1	0,003	1,471	n.d.	n.d.

N	Família botânica/Tipo polínico	Abundância de grãos de pólen		Frequência/ Amostras (%)	Hábito	Recurso floral
		Absoluta	Relativa (%)			
128	Indeterminado 4	6	0,018	1,471	n.d.	n.d.
129	Indeterminado 5	12	0,035	1,471	n.d.	n.d.
130	Indeterminado 6	6	0,018	1,471	n.d.	n.d.
131	Indeterminado 7	43	0,126	1,471	n.d.	n.d.
132	Indeterminado 8	9	0,026	1,471	n.d.	n.d.
133	Indeterminado 9	6	0,018	1,471	n.d.	n.d.
134	Indeterminado 10	20	0,059	1,471	n.d.	n.d.
135	Indeterminado 11	3	0,009	1,471	n.d.	n.d.
136	Indeterminado 12	4	0,012	1,471	n.d.	n.d.
137	Indeterminado 13	1	0,003	1,471	n.d.	n.d.
138	Indeterminado 14	2	0,006	1,471	n.d.	n.d.
Total		34.000	100%			

2.4.2 Estrutura da rede de interação fêmea-tipo polínico e variação individual no uso de recursos

Nas 30 subamostras utilizadas para análise da rede de interação fêmea-tipo polínico e da variação individual no uso de recursos ocorreram 81 tipos polínicos pertencentes a 56 gêneros de 24 famílias. Essa riqueza corresponde a 59% da riqueza total encontrada em todo o período de amostragem.

Na escala de uma carga polínica, as fêmeas interagiram na rede com três a 12 tipos polínicos, enquanto cada tipo polínico foi visitado por uma a 23 fêmeas de *Epicharis flava* analisadas (**Figura 2.10**). No nível das abelhas fêmeas, a distribuição de graus seguiu a lei de potência. No nível dos tipos polínicos, a distribuição foi exponencial (**Tabela 2.2; Figura 2.11**).

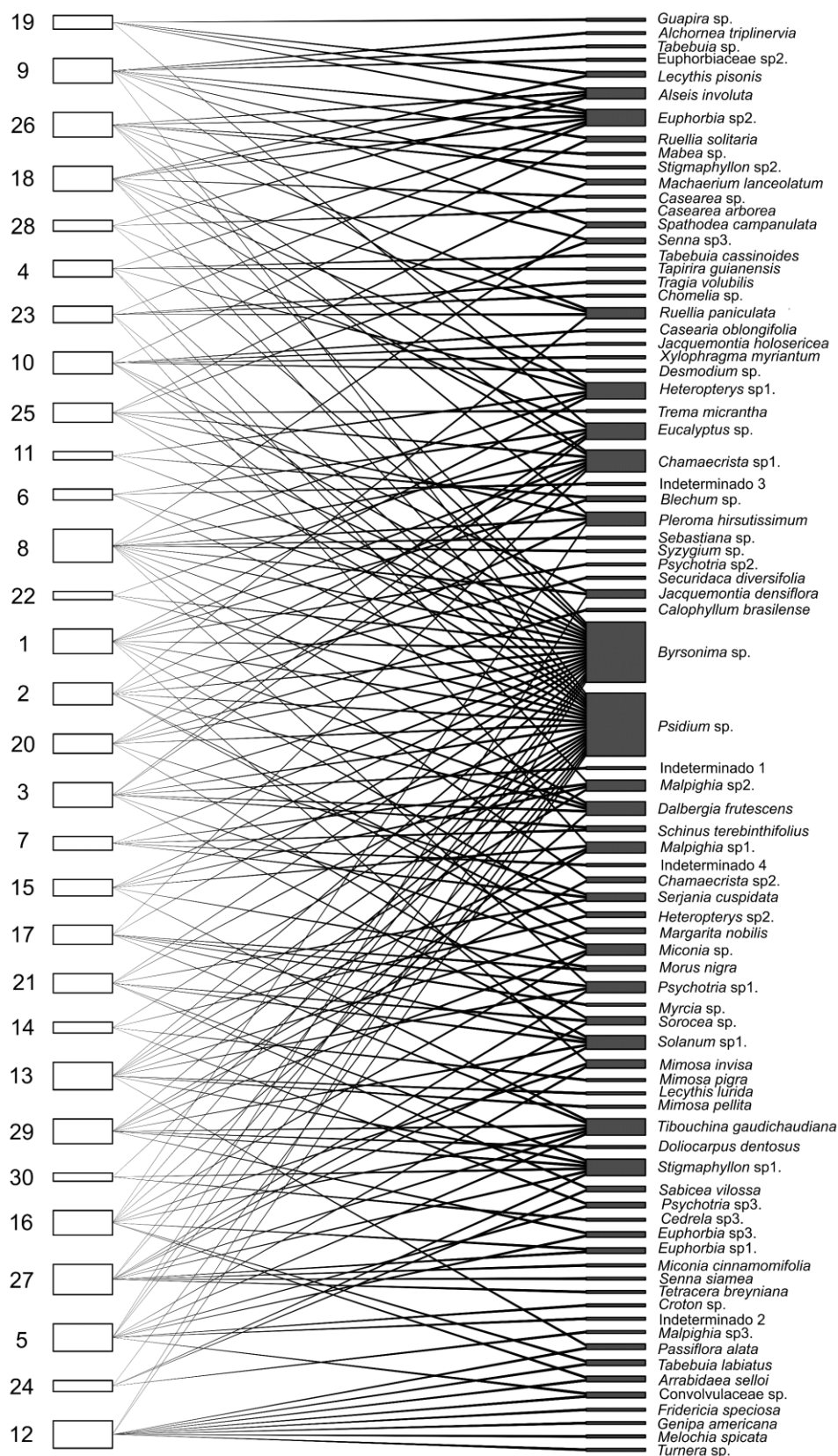


Figura 2.10 Rede de interações bipartida qualitativa entre fêmeas de *Epicharis flava* (nós da esquerda) e tipos polínicos (nós da direita) analisados a partir do material coletado nas escopas de fêmeas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana na cidade de Campos dos Goytacazes, RJ. Os dados utilizados nesta rede se referem à análise individual de uso de recursos.

Tabela 2.2 Distribuição de graus da rede de interação entre abelhas *Epicharis flava* e tipos polínicos analisados a partir do material coletado nas escopas de fêmeas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana no município de Campos dos Goytacazes, RJ. Os valores apresentados correspondem ao Critério de Informação de Akaike (AIC), com uma significância de $p \leq 0,05$. Valores em negrito indicam os modelos selecionados.

Nível	Lei de potência	Exponencial	Potência truncada
Abelhas	-4.46769	-11.98774	-18.58504
Plantas	-33.98566	-28.23235	-40.79896

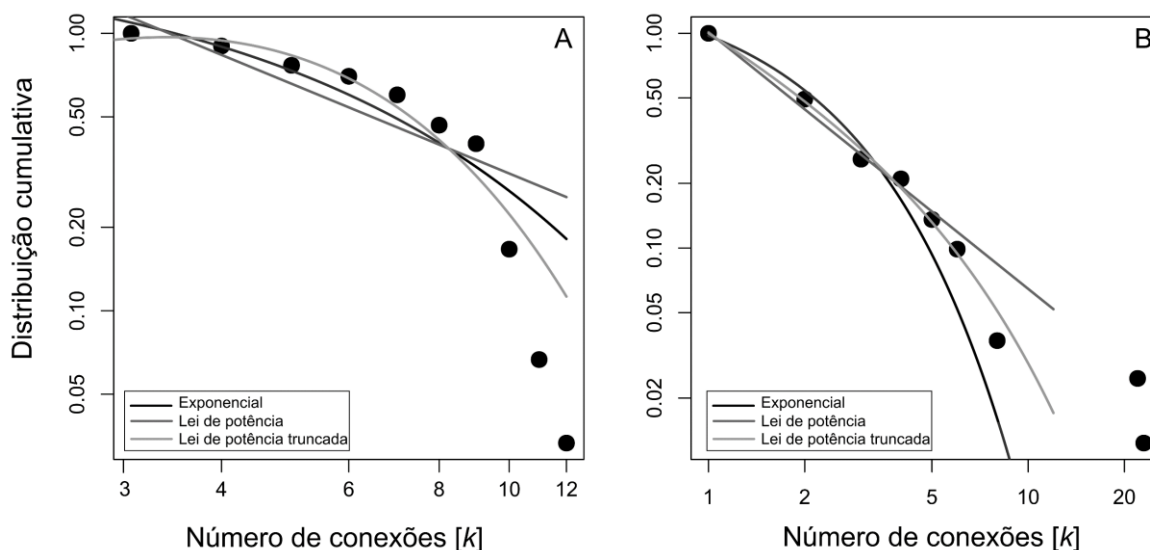


Figura 2.11 Distribuição de graus da rede de interações entre fêmeas de *Epicharis flava* e plantas no nível dos indivíduos de abelhas (A) e das espécies de plantas representadas pelos tipos polínicos (B). Os círculos representam os nós da rede. O eixo horizontal representa o número de conexões (k) de cada nó na rede. O eixo vertical representa a probabilidade acumulada de um nó ter " k " ou mais conexões. Os dados utilizados nesta distribuição de graus se referem à análise individual de uso de recursos.

As métricas de aninhamento (NODF2), modularidade (Q), grau de especialização (E) e grau de agrupamento (C_{ws}) indicaram que a rede de interação fêmea-tipo polínico não é aninhada, mas é modular (**Figura 2.12**), com especialização individual entre as fêmeas e um grau de agrupamento negativo (**Tabela 2.3**).

Tabela 2.3 Métricas de rede de interação entre abelhas *Epicharis flava* e tipos polínicos analisados a partir do material coletado nas escopas de fêmeas em uma agregação de ninhos localizada em área periurbana no município de Campos dos Goytacazes, RJ.

Aninhamento (NODF2)	Modularidade (Q)	Grau de especialização (E)	Grau de agrupamento (C_{ws})
13.71	0.63	0.71	-0.080

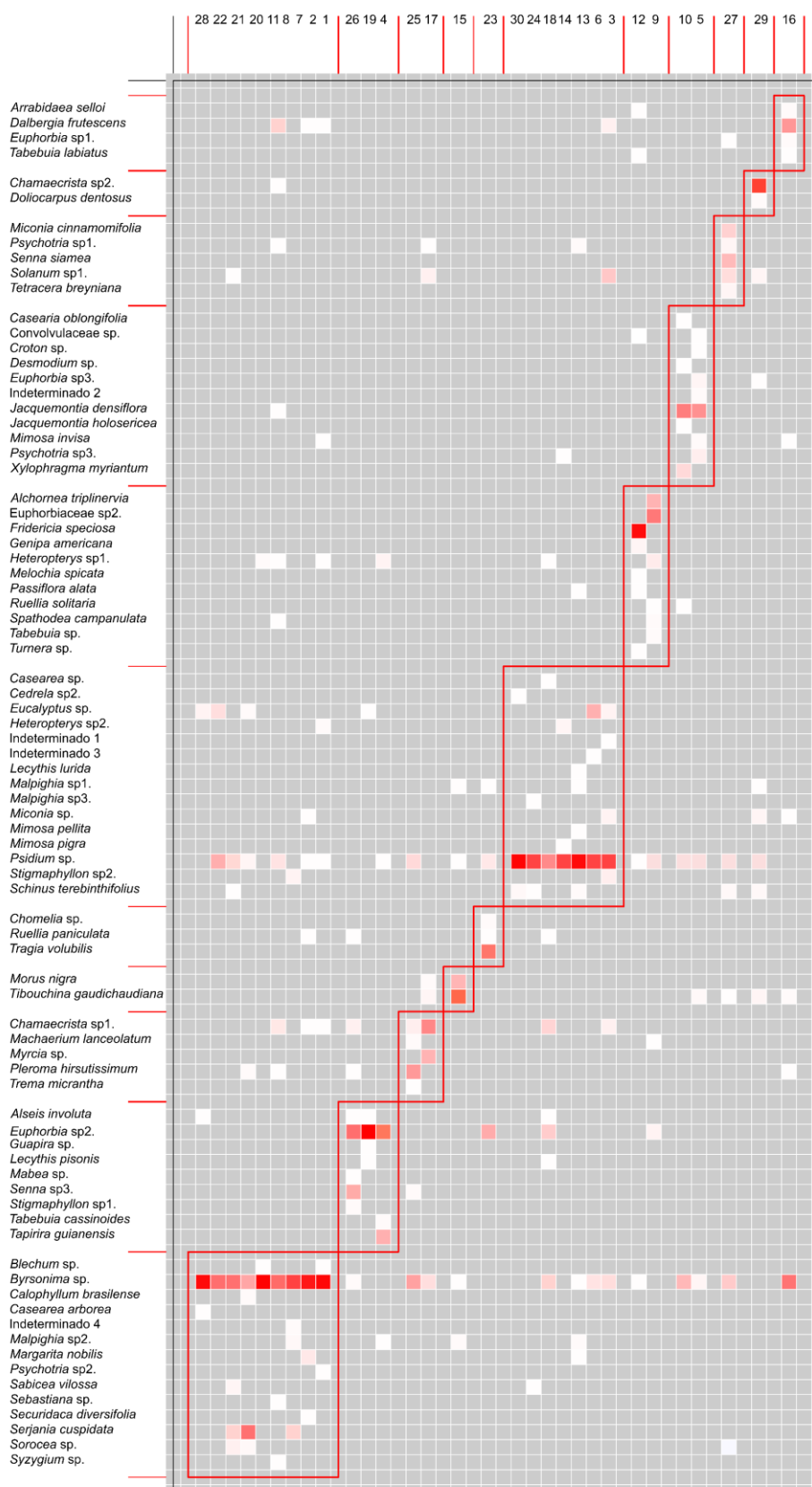


Figura 2.12 Matriz de adjacência entre indivíduos (eixo horizontal) e plantas (eixo vertical). O gradiente de cor das células branco-vermelho indica crescente da força da interação, com base na abundância dos tipos polínicos nas cargas polínicas de cada abelha *Epicharis flava*. Os dados utilizados nesta rede se referem à análise individual de uso de recursos.

2.5 DISCUSSÃO

A população de *Epicharis flava* estudada utilizou 138 tipos polínicos, com destaque para *Byrsonima* sp. (Malpighiaceae) e *Psidium* sp. (Myrtaceae) como os principais recursos, devido à sua maior abundância e frequência de ocorrência. Em uma mesma manhã, algumas fêmeas concentraram-se nessas fontes principais, enquanto outras exploraram abundantemente fontes alternativas, como *Euphorbia* sp.2, *Fridericia speciosa* e *Chamaecrista* sp.1. O grau de especialização da população indicou que a maioria das fêmeas demonstra preferências específicas por determinadas fontes florais, o que é corroborado pela tendência de especialização individual, onde cada fêmea utiliza uma combinação única de recursos. Apesar dessa especialização individual, a modularidade sugere que grupos de fêmeas compartilham subconjuntos específicos de fontes florais, formando módulos distintos na rede de interações. O baixo nível de aninhamento na rede de interações revela a ausência de uma hierarquia clara na utilização dos recursos, reforçando a estrutura modular.

2.5.1 Uso de fontes florais pela população de *Epicharis flava*

As fontes florais usadas por *Epicharis flava* em uma mesma agregação de ninhos foi proveniente de táxons não estritamente relacionados. De acordo com a classificação dos hábitos alimentares para abelhas (Michener, 2007), essa composição diversa evidencia o comportamento polilético (generalista) da população. A mesma evidência foi relatada por Matos e Gaglianone (2024) a partir de análises das cargas polínicas de fêmeas de *E. flava* amostradas em flores de *Byrsonima sericea* e observada por Camargo *et al.* (1975) em uma área de ninhos de *E. flava*. Comparado a outros estudos que investigaram o conteúdo das cargas polínicas de *E. flava* em área urbana no bioma Mata Atlântica (Matos e Gaglianone, 2024), área rural no bioma Cerrado (Vilhena *et al.*, 2012; Rabelo *et al.*, 2015) e em floresta no bioma Amazônia (Araújo-Romeiro *et al.*, 2023), o presente estudo acrescentou 15 gêneros (*Aegiphila*, *Blechnum*, *Dendropanax*, *Doliocarpus*, *Humiria*, *Guapira*, *Jacquemontia*, *Lecythis*, *Morus*, *Ruellia*, *Securidaca*, *Serjania*, *Sorocea*, *Tetracera* e *Turnera*) de 11 famílias botânicas (Acanthaceae, Araliaceae, Convolvulaceae, Dilleniaceae, Humiriaceae, Lamiaceae, Lecythidaceae,

Nyctaginaceae, Polygalaceae, Sapindaceae e Turneraceae) à composição de fontes florais utilizadas por essas abelhas.

O comportamento generalista e polilético de *E. flava* também foi observado em *Epicharis dejeanii* Lepeletier, 1841 (Faria, 2014; Torres-e-Ribeiro *et al.*, 2023). Entretanto, este comportamento difere da maioria das outras abelhas do gênero *Epicharis*. As demais espécies, para as quais há informações disponíveis (*Epicharis metatarsalis* Friese, 1899, *Epicharis nigrita* Friese, 1900, *Epicharis picta* (Smith, 1874) e *Epicharis rustica* (Olivier, 1789)), são oligoléticas (especialistas em coleta de pólen em poucas plantas relacionadas), com adultos ativos em períodos restritos que coincidem com o florescimento das plantas hospedeiras (Gaglianone, 2005; Thiele *et al.*, 2007; Werneck *et al.*, 2015; Carvalho e Raw, 2017; Martins *et al.*, 2019). Em contraste, *E. flava* apresentou atividade de adultos ao longo de todo o ano na área deste estudo (CAPÍTULO 1). Dessa forma, a capacidade de explorar um amplo espectro de fontes florais torna-se essencial para manter suas populações diante das variações temporais na disponibilidade e abundância de recursos (Waser e Ollerton, 2006; Roulston e Goodell, 2011).

Apesar do comportamento generalista, a alta abundância e frequência de *Byrsonima* sp. nas amostras indicam a preferência de *E. flava* pelo pólen dessa fonte floral. A filogenia de *Epicharis* sugere que a associação com *Byrsonima* spp. é ancestral (Gaglianone, 2001), o que pode explicar a preferência de *Epicharis* por esse grupo de plantas. Em estudo anterior, Matos e Gaglianone (2024) observaram que o pólen de *B. sericea* ocorreu em todas as amostras de *E. flava* capturadas sobre flores em área urbana. As autoras discutem que essa predominância era esperada devido à seleção de *B. sericea* como planta-alvo para a amostragem dessas abelhas. Esta limitação metodológica não ocorreu no presente estudo, realizado em área de ninhos. E apesar disso, verificou-se a predominância de pólen de *Byrsonima*. Dessa forma, o presente trabalho corrobora, por meio de uma metodologia mais abrangente e informativa, o padrão geral de uso preferencial de fontes de pólen por *E. flava*.

Comparadas às espécies de *Byrsonima*, os demais tipos polínicos de Malpighiaceae, como *Heteropterys* spp., *Hiraea* sp., *Malpighia* spp. e *Stigmaphyllon* spp., ocorreram em menor abundância e frequência nas amostras analisadas. Esses tipos polínicos apresentam características palinológicas distintas: enquanto *Byrsonima* possui grãos de pólen pequenos, os outros gêneros apresentam grãos

de pólen médios ou grandes (Gonçalves-Esteves *et al.*, 2007). Essas observações vão ao encontro dos achados de Hao *et al.* (2020), que indicam que plantas cujos pólenes não são coletados pelas abelhas tendem a ter grãos maiores, enquanto aquelas cujos pólenes são ativamente coletados e utilizados pelas abelhas possuem grãos menores e são produzidos em maior quantidade. Portanto, considerando que as espécies de Malpighiaceae oferecem tanto óleo quanto pólen como recursos florais e que os grãos de pólen menores de *Byrsonima* são mais abundantemente coletados por *E. flava*, é possível que os grãos de pólen maiores e menos abundantes de *Heteropterys* spp., *Hiraea* sp., *Malpighia* spp. e *Stigmaphyllon* spp. sejam menos preferidos como fonte de pólen e que, consequentemente, essas espécies sejam utilizadas preferencialmente como fonte de óleo floral.

Psidium sp. foi identificada como a segunda fonte floral mais utilizada pela população de *E. flava* neste estudo. Este gênero, nativo da região neotropical (POWO, 2024), possui grãos de pólen classificados como pequenos a médios (Nascimento e Carvalho, 2019) e é conhecido por produzir flores aromáticas com numerosas anteras, características que as tornam atrativas para os polinizadores (revisado por Gressler *et al.*, 2006; Landrum, 2017). Um estudo anterior destacou a eficácia de *E. flava* como polinizadora da espécie cultivada *Psidium guajava* e o comportamento de vibração que essas abelhas utilizam para a coleta de pólen (Boti, 2005). Embora a interação entre *E. flava* e *Psidium* spp. ainda não tenham sido amplamente estudada, parece haver uma relação planta-polinizador promissora entre esses táxons que merece ser mais bem investigada.

2.5.2 Estrutura da rede de interação fêmea-tipo polínico e variação individual no uso de recursos

A análise da rede de interação entre fêmeas de *Epicharis flava* e fontes florais no nível das abelhas apresentou a métrica de distribuição de graus estatisticamente compatível com a lei de potência. Esse resultado indica que a maioria dos nós apresenta um grau intermediário de conexão, enquanto poucos nós possuem um grau elevado de interação. Esses nós de alto grau estão associados à expansão da rede por meio de conexões preferenciais (Barabási e Albert, 1999). No contexto deste estudo, isso sugere que, ao integrar novas fêmeas de *E. flava* à rede, elas têm uma probabilidade maior de se conectar com as fontes

florais mais utilizadas pelas fêmeas já presentes na rede. No nível das plantas, ocorreu uma distribuição de graus exponencial, indicando que poucas plantas têm muitas conexões, como observado para *Byrsonima* sp. e *Psidium* sp., enquanto a maioria tem poucas conexões. Os nós com alto número de conexões indicam espécies que ocupam o papel de espécies-chave na rede (Dunne *et al.*, 2002). Desse modo, *Byrsonima* sp. e *Psidium* sp. são fontes centrais de recursos para *E. flava*.

O baixo aninhamento na rede indica que as fontes florais usadas pelas fêmeas mais especialistas não são subconjuntos das fontes florais usadas pelas fêmeas mais generalistas. Dessa forma, a rede tende a ter uma estrutura menos hierárquica, onde os indivíduos usam conjuntos distintos de recursos (Bascompte *et al.*, 2003). A modularidade da rede, por sua vez, demonstra a presença de grupos de fêmeas que compartilham preferências pelas mesmas fontes florais. Assim, as interações das fêmeas com as fontes florais presentes no interior dos módulos são mais fortes comparado às interações com fontes florais que estão entre os módulos (Newman, 2006). Essa topologia de rede é correspondente com a encontrada para indivíduos especialistas de populações generalistas de *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens* (Araújo *et al.*, 2021) e difere do encontrado para indivíduos especialistas e generalistas de populações de *E. dejeanii* (Faria, 2014). O padrão observado no presente estudo pode decorrer de diversos fatores locais como disponibilidade local de recursos, competição intraespecífica e tamanho populacional, fatores que merecem estudos futuros.

A combinação de valores observados das métricas avaliadas *NODF* (tendendo a zero), *E* (tendendo a 1) e *Cws* (tendendo a -1) condiz com o padrão de uso de recursos por sobredispersão (Araújo *et al.*, 2008; Araújo *et al.*, 2009). Nesse padrão, os indivíduos variam continuamente no uso de recursos, resultando em baixa sobreposição entre os nichos individuais e o nicho total da população (Araújo *et al.*, 2009), e caracterizando a especialização individual no uso de fontes florais entre as fêmeas da mesma agregação. Além disso, cada fêmea tende a usar um conjunto único de fontes que pouco se sobrepõe com conjuntos usados por outras fêmeas.

A variação entre fêmeas no uso de fontes florais pode tornar a população estudada menos vulnerável às mudanças ambientais (Bolnick *et al.*, 2011; Forsman e Wennersten, 2016). Isso ocorre porque as perturbações que afetam a

disponibilidade de recursos não se distribuem igualmente entre todos os indivíduos da população (Van Valen, 1965). Dessa forma, o desaparecimento de determinadas fontes florais pode ser inconsequente para algumas fêmeas individuais, mas prejudicial para outras fêmeas que se especializam nela (Noreika *et al.*, 2019; Biella *et al.*, 2019), causando menor prejuízo à população como um todo. Portanto, a variação individual no uso de recursos pode contribuir para a estabilidade e resiliência da população de *E. flava* frente às alterações ambientais.

2.6 CONCLUSÃO

A hipótese inicial deste estudo, de que as fêmeas de *Epicharis flava* utilizariam *Byrsonima* com maior frequência e abundância devido à preferência conhecida por plantas desse gênero da família Malpighiaceae, foi confirmada. No entanto, os resultados também mostraram uso significativo de *Psidium* e uma diversidade de outras fontes florais. Quanto à segunda pergunta do estudo, observou-se uma variação individual no uso de fontes florais em uma mesma manhã de forrageio. O comportamento generalista na utilização de fontes florais, aliado à variação individual no uso dessas fontes possivelmente torna a população de *E. flava* menos vulnerável a perturbações ambientais.

2.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, W.M., Gaglianone, M.C. (2008). Behavior of flower visiting bees of *Lecythis lurida* in the north of Rio de Janeiro state. *Revista Brasileira de Entomologia*. 52(2): 277-282.
- Akaike, H. (1973). Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika*. 60(2): 255-265.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P.R., Guimarães Jr., P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. 117(8):1227-1239.
- Alves-dos-Santos, I., Machado, I.C., Gaglianone, M.C. (2007). História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis*. 11(4), 544-557.
- Araújo Romeiro, L., Borges, R.C., da Silva, E.F., Guimarães, J.T.F., Giannini, T.C. (2023). Assessing entomological collection data to build pollen interaction

- networks in the tropical Amazon Forest. *Arthropod-Plant Interactions*. 17(3): 313-325.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Layman, C.A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology letters*. 14(9), 948-958.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Martinelli, L.A., Giaretta, A.A., dos Reis, S.F. (2009). Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*. 78(4): 848-856.
- Araújo, M.S., Guimaraes Jr., P.R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Reis, S.F.D., Bolnick, D.I. (2008). Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*. 89(7), 1981-1993.
- Araújo, T.N., Pires, L.P., Meireles, D.A.L., Augusto, S.C. (2021). Individual-resource network between *Xylocopa* bees and plant resources: generalist species, specialist individuals? *Ecological Entomology*. 46(6), 1273-1282.
- Barabási, A.L., Albert, R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *Science*. 286(5439), 509-512.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J., Olesen, J.M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 100(16), 9383-9387.
- Benevides, C.R., Evans, D.M., Gaglianone, M.C. (2013). Comparing the Structure and Robustness of Passifloraceae - Floral Visitor and True Pollinator Networks in a Lowland Atlantic Forest. *Sociobiology*. 60(3), 295-305.
- Biella, P., Akter, A., Ollerton, J., Tarrant, S., Janeček, Š., Jersáková, J., Klecka, J. (2019). Experimental loss of generalist plants reveals alterations in plant-pollinator interactions and a constrained flexibility of foraging. *Scientific Reports*. 9(1), 7376.
- Bittencourt Jr., N.S., Pereira Jr., E.J., São-Thiago, P.S., Semir, J. (2011). The reproductive biology of *Cybistax antisiphilitica* (Bignoniaceae), a characteristic tree of the South American savannah-like “Cerrado” vegetation. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 206(10), 872-886.
- Boas, J.C.V., Fava, W.S., Laroca, S., Sigrist, M.R. (2013). Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns.

- Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 208(5-6), 360-369.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D.A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 26(4), 183-192.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Araújo, M.S., Persson, L. (2007). Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(24), 10075-10079.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*. 161(1): 1-28.
- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J.A., Davis, J.M., Svanbäck, R. (2002). Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83(10): 2936-2941.
- Boti, J.B., Carnpos, L.A.O., Junior, P.D.M., Vieira, M.F. (2005). Influência da distância de fragmentos florestais na polinização da goiabeira. *Revista Ceres*. 52(304): 863-874.
- Buchmann, S.L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 18: 343-369.
- Camargo, J.D., Zucchi, R., Sakagami, S.F. (1975). Observations on the bionomics of *Epicharis (Epicharana) rustica flava* (Olivier) including notes on its parasite, *Rhathymus* sp. (Hymenoptera, Apoidea: Anthophoridae). *Studia Entomologica*. 18(4): 313-340.
- Carneiro, L.T., Machado, I.C. (2023). Oil flowers and related oil-collecting bees: a 50-year timeline of knowledge and future directions. *Arthropod-Plant Interactions*. 17(5): 543-562.
- Carvalho, F.L., Raw, A. (2017). Specialized diet of the solitary bee *Epicharis rustica* (Apoidea, Centridini): importance of the tree *Byrsonima sericea*. *Revista Brasileira de Entomologia*. 61(1): 99-100.
- Dall, S.R.X., Bell, A.M., Bolnick, D.I., Ratnieks, F.L.W. (2012). An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology letters*. 15(10), 1189-1198.
- Dormann, C.F. (2024). Using bipartite to describe and plot two-mode networks in R. R package version, 4, 1-28: <https://cloud.r->

- project.org/web/packages/bipartite/vignettes/Intro2bipartite.pdf em
16/05/24. Página mantida pela The R Foundation.
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*. 2: 7-24.
- Dormann, C.F., Gruber, B., Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*. 8(2): 8-11.
- Dormann, C.F., R. Strauss. (2014). Detecting modules in quantitative bipartite networks: the QuanBiMo algorithm. *Methods in Ecology e Evolution*. 5: 90–98.
- Dunley, B.S., Freitas, L., Galetto, L. (2009). Reprodução de *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) em habitats fragmentados de Restinga no Sudeste do Brasil. *Biotropica*. 41(6): 692-699.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99(20): 12917-12922.
- Erdtman, G. (1943). *An introduction to pollen analysis*. 1.ed. The Chronica Botanica Company, 239p.
- Erdtman, G. (1952). *Pollen Morphology and Plant Taxonomy*. 1.ed. Waltham: The Chronica Botanica Company. 539p.
- Faria, L.B. (2014). *Nicho trófico de abelhas coletoras de óleo das tribos Centridini e Tetrapediini (Hymenoptera, Apidae) em diferentes escalas biológicas*. Dissertação (Mestrado em Ciências), São Paulo-SP, Universidade de São Paulo-USP, 107p.
- Forsman, A., Wennersten, L. (2016). Inter-individual variation promotes ecological success of populations and species: Evidence from experimental and comparative studies. *Ecography*. 39(7): 630-648.
- Gaglianone, M.C. (2001). *Bionomia de Epicharis, associações com Malpighiaceae e uma análise filogenética e biogeográfica das espécies dos subgêneros Epicharis e Epicharana (Hymenoptera, Apidae, Centridini)*. Tese (Doutorado em Entomologia). Ribeirão Preto-SP. Universidade de São Paulo-USP, 188p.
- Gaglianone, M.C. (2005). Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Fries, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative

- analysis for the genus. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 40(3): 191-200.
- Gaglianone, M.C., Rocha, H.H.S., Benevides, C.R., Junqueira, C.N., Augusto, S.C. (2010). Importância de Centridini (Apidae) na polinização de plantas de interesse agrícola: o maracujá-doce (*Passiflora alata* Curtis) como estudo de caso na região sudeste do Brasil. *Oecologia Australis*. 14(1): 152-164.
- Giannini, T.C., Alves, D.A., Alves, R., Cordeiro, G.D., Campbell, A.J., Awade, M., Bento, J.M.S., Saraiva, A.M., Imperatriz-Fonseca, V.L. (2020). Unveiling the contribution of bee pollinators to Brazilian crops with implications for bee management. *Apidologie*. 51: 406-421.
- Gonçalves-Esteves, V., Soares Junior, E.F., Mendonça, C.B.F. (2007). Palinologia de espécies de Malpighiaceae Juss. ocorrentes nas restingas do Estado do Rio de Janeiro. *Hoehnea*, 34: 519-529.
- Granja e Barros, M.A. (1992). Fenologia Da Floraco, Estrategias Reproductivas E Polinizacao De Especies Simpatricas Do Genero Byrsonima Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*. 52(2), 343-353.
- Gressler, E., Pizo, M.A., Morellato, L.P.C. (2006). Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 29(4): 509-530.
- Guimaraes Jr., P.R. (2020). The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 51: 433-460.
- Hao, K., Tian, Z.X., Wang, Z.C., Huang, S.Q. (2020). Pollen grain size associated with pollinator feeding strategy. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1933): 20201191.
- Hsieh, T.C., Ma, K., Chao, A., Hsieh, M.T. (2016). Package 'iNEXT': <http://chaostatnhtuedutw/blog/software-download/> em 12/05/24.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. (1993). *Techniques for pollination biologists*. Denver: University Press of Colorado. 586p.
- Klečka, J., Mikát, M., Koloušková, P., Hadrava, J., Straka, J. (2022). Individual-level specialisation and interspecific resource partitioning in bees revealed by pollen DNA metabarcoding. *PeerJ*. 10: e13671.
- Landrum, L. R. (2017). The genus Psidium (Myrtaceae) in the state of Bahia, Brazil. Herbarium, Natural History Collections, School of Life Sciences.

- Lau, P., Bryant, V., Rangel, J. (2018). Determining the minimum number of pollen grains needed for accurate honey bee (*Apis mellifera*) colony pollen pellet analysis. *Palynology*. 42(1): 36-42.
- Machado, I.C. (2004). Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. *In: Freitas, M.; Pereira, O.P. (eds.) Solitary Bees: Conservation, rearing and management for pollination*. 1.ed. Fortaleza: University of Ceará. 255-280.
- Martins, A.C., Melo, G.A. (2016). The New World oil-collecting bees *Centris* and *Epicharis* (Hymenoptera, Apidae): molecular phylogeny and biogeographic history. *Zoologica Scripta*. 45(1): 22-33.
- Martins, C.F., Neto, V.I.D.S., Cruz, R.D.M. (2019). Nesting biology and mating behavior of the solitary bee *Epicharis nigrita* (Apoidea: Centridini). *Journal of Apicultural Research*. 58(4): 512-521.
- Matos, V.R., Gaglianone, C.M. (2024). Floral resources of *Epicharis flava* (Hymenoptera, Apidae) in an urban area, detected from the pollen spectrum in the scopae. *Palynology*. 48(2): 2273942.
- Mello, M.D., Muylaert, R.D.L., Pinheiro, R.B.P., Ferreira, G.M.F. (2016). Guia para análise de redes ecológicas. 1.ed. Belo Horizonte. 112p.
- Mendonça, C.B.F., Morgado, L.N., Teixeira, G.H.G.S.F, Aguiar-Menezes, E.L., Souza, T.S., Fernandes, V.J., Lixa, A.T., Esteves, R.L., Gonçalves-Esteves, V. (2022). Ecological Palynology. *In: Medeiros, M.F.T.; Haiad, B.S. (eds.) Aspects of Brazilian Floristic Diversity: From Botany to Traditional Communities*. Cham: Springer International Publishing AG. p. 135-151.
- Michener, C.D. (2007). *The bees of the world*. 2.ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 953p.
- Moure, J.S., Melo, G.A.R. (2024). Epicharitini Schrottky, 1913. *In: Moure, J.S.; Urban, D.; Melo, G.A.R. (org). Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version: <https://www.moure.cria.org.br/catalogue> em 14/08/24. Página mantida pela Universidade Federal do Paraná-UFPR.*
- Nascimento, A.S., de Carvalho, C.A.L. (2019). Pollen morphology of Myrtaceae visited by social bees. *Plant Science Today*, 6(2): 98-105.
- Newman, M.E.J. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103(23): 8577-8582.

- Noreika, N., Bartomeus, I., Winsa, M., Bommarco, R., Öckinger, E. (2019). Pollinator foraging flexibility mediates rapid plant-pollinator network restoration in semi-natural grasslands. *Scientific Reports*. 9(1): 15473.
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R. B., Solymons, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.H., Cunha, E.R., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C.J.F., Weedon, J. (2018). vegan: Community ecology package, version, 2(3): <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> em 19/05/24. Página mantida pela The R Foundation.
- Oliveira, M.B., Polido, C.A., Costa, L.C., Fava, W.S. (2007). Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(S1): 756-758.
- Oliveira, L.C., Nunes, C.E.P., Brito, V.L.G., Caetano, A.P.S. (2022). Floral oil production in a family dominated by pollen flowers: The case of *Macairea radula* (Melastomataceae). *Flora*. 288: 152008.
- Possobom, C.C., Machado, S. R. (2018). Elaiophores in three Neotropical Malpighiaceae species: a comparative study. *Plant Systematics and Evolution*. 304: 15-32.
- POWO (2024). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew: <https://powo.science.kew.org/> em 28/08/24. Página mantida pelo Royal Botanic Gardens, Kew.
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.
- Rabelo, L.S., Vilhena, A.M., Bastos, E.M., Aguiar, C.M., Augusto, S.C. (2015). Oil-collecting bee–flower interaction network: do bee size and anther type influence the use of pollen sources? *Apidologie*. 46: 465-477.
- RCPol (2024). Rede de Catálogos Polínicos: <https://rcpol.mn.ufrr.br/pt/home/> em 29/05/24. Página mantida pelo Instituto Butantã.
- REFLORA (2024). Flora e Funga do Brasil: <https://reflora.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/ConsultaPublicaUC/ResultadoD>

- [aConsultaNovaConsulta.do#CondicaoTaxonCP](#) em 21/07/24. Página mantida pelo Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Renner, S.S., Schaefer, H. (2010). The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365(1539), 423-435.
- Reposi, S.D., Avalos, A.A., Gotelli, M.M., Aliscioni, S.S., Torretta, J.P. (2023). Reproductive biology of Malpighiaceae: How much do we know?. *Plant Systematics and Evolution*. 309: 25.
- Rocha Filho, L.C., Silva, C.I., Gaglianone, M.C., Augusto, S.C. (2008). Nesting behavior and natural enemies of *Epicharis (Epicharis) bicolor* Smith 1854 (Hymenoptera Apidae). *Tropical Zoology*. 21(2): 227-242.
- Roubik, D.W., Moreno, J.E. (1991). *Pollen and spores of Barro Colorado Island*. St. Louis: Missouri Botanical Garden. 268p.
- Roulston, T.A.H., Goodell, K. (2011). The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual Review of Entomology*. 56: 293-312.
- Sigrist, M.R., Sazima, M. (2004). Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany*. 94(1): 33-41.
- Silva, C.I. (org) (2014). *Catálogo polínico das plantas usadas por abelhas no campus da USP de Ribeirão Preto*. 1.ed. Ribeirão Preto: Holos. 153 p.
- Silva, F.R., Gonçalves-Souza, T., Paterno, G.B., Provete, D.B., Vancine, M.H. (2022). *Análises ecológicas no R*. 1.ed. Recife: Nupeea. 640 p.
- Simpson, B.B., Neff, J.L. (1981). Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 68(2): 301-322.
- Stevens, P.F. (2001). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> em 21/08/24. Página mantida pelo Missouri Botanical Garden.
- Svanbäck, R., Bolnick, D.I. (2005). Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*. 7(7): 993-1012.
- Tavares, P.R.A., Alves, V.V., Morais, G.A., Polatto, L.P., Dutra, J.C.S. (2018). Pollen availability and behavior of visiting bees of *Solanum lycocarpum* A. St. Hill (Solanaceae). *Entomological News*. 127(4), 375-385.

- Teixeira, L.A.G., Machado, I. C. (2000). Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*. 14(3): 347-357.
- Thiele, R., Inouye, B.D. (2007). Nesting biology, seasonality, and mating behavior of *Epicharis metatarsalis* (Hymenoptera: Apidae) in Northeastern Costa Rica. *Annals of the Entomological Society of America*. 100(4): 596-602.
- Torres-e-Ribeiro, B., Matos, V.R., Gaglianone, M.C. (2023). Ecologia comportamental na interface abelha-planta: interações entre *Epicharis Klug* (Hymenoptera: Apidae) e plantas na mata atlântica: <https://editoraessentia.iff.edu.br/index.php/CONPG/article/view/22781> em 19/08/24. Página mantida pela Essentia Editora – IFFluminense.
- Van Valen L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*. 99(908): 377–390.
- Vilhena, A.M.G.F., Augusto, S.C. 2007. Polinizadores da aceroleira *Malpighia emarginata* DC (Malpighiaceae) em área de cerrado no Triângulo Mineiro. *Bioscience Journal*. 23(1): 14-23.
- Villamizar, G., Vivallo, F. (2024). Taxonomic revision of the oil-collecting bee subgenus *Epicharis* (*Epicharitides*) Moure, 1945 (Hymenoptera: Apidae), with the description of two new species. *European Journal of Taxonomy*. 928: 1-61.
- Vogel, S.P. (1974). Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt*. 7: 1-267.
- Waser, N.M., Ollerton, J. (eds.). (2006). *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. Chicago: University of Chicago Press. 445p.
- Werneck, H.A., Luz, C.F.P., Campos, L. (2015). Tipos polínicos coletados por *Epicharis* (*Epicharoides*) *picta* (Smith, 1874) (Apidae: Centridini) em um fragmento de Mata Atlântica. In: Aguiar, A.J.C.; Gonçalves, R.B., Ramos, K.S. (eds.) *Ensaio sobre as abelhas da região Neotropical: Homenagem aos 80 anos de Danuncia Urban*. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná-UFPR. p. 295-306.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. 2.ed. New York: Springer-Verlag. 268p.

- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., Vaughan, D. (2023) dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.4: em <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>, <https://dplyr.tidyverse.org/>. A página é mantida pela The R Foundation.
- Ybert, J.P., Carvalho, M.A., Scheel-Ybert, R. (2017a). Grãos de pólen de plantas vasculares dicotiledôneas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: volume II. Rio de Janeiro: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ. 290p.
- Ybert, J.P., Carvalho, M.A., Scheel-Ybert, R., (2018). Grãos de pólen de plantas vasculares dicotiledôneas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: volume IV. Rio de Janeiro: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ. 238p.
- Ybert, J.P., Scheel-Ybert, R., Carvalho, M.A. (2016). Grãos de pólen de plantas vasculares dicotiledôneas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: volume I. Rio de Janeiro: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ. 294p.
- Ybert, J.P., Scheel-Ybert, R., Carvalho, M.A. (2017b). Grãos de pólen de plantas vasculares dicotiledôneas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: volume III. Rio de Janeiro: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ. 290p.
- Ye, Z.M., He, Y.D., Bergamo, P.J., Orr, M.C., Huang, W., Jin, X.F., Lun, H.N., Wang, Q.F., Yang, C. F. (2024). Floral resource partitioning of coexisting bumble bees: Distinguishing species-, colony-, and individual-level effects. *Ecology*. 105(5): e4284.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo apresentou dados inéditos sobre a biologia, ecologia e arquitetura dos ninhos de *Epicharis flava*. As observações incluíram ninhos com entradas duplas, a construção de até três células sequenciais e células justapostas, o compartilhamento de entradas de ninhos, a fenologia de nidificação, além de informações mais detalhadas sobre a composição e riqueza de inimigos naturais, e sobre as fontes florais utilizadas no aprovisionamento dos ninhos. Destaca-se que a fenologia de nidificação extensa ao longo do ano, combinada com o comportamento generalista na utilização de recursos florais, sugere que *E. flava* pode fornecer serviços ecossistêmicos de polinização por períodos prolongados, em comparação com espécies de abelhas solitárias que apresentam atividade de adultos restrita temporalmente.

A persistência da agregação de ninhos de *E. flava* no mesmo local por pelo menos duas décadas, mesmo em uma paisagem modificada, com predomínio de pastagens, e em uma área periurbana sujeita a constante interferência humana, indica que *E. flava* é uma espécie de abelha resiliente a alterações e interferências ambientais. Este aspecto é particularmente relevante em um cenário de crescente urbanização e mudanças ambientais globais.

No entanto, alguns fatores locais podem representar ameaças à preservação desta agregação de ninhos. O local é utilizado como ponto turístico e há residências nas proximidades, o que resulta em uma constante limpeza da área, incluindo a queima de folhas secas, muitas vezes realizada próxima aos ninhos. Além disso, uma parte da agregação está situada próxima a uma churrasqueira e mesas, que já foram utilizadas, o que pode ter causado distúrbios aos ninhos no passado, embora atualmente a churrasqueira não esteja em uso.

No primeiro capítulo, limitações metodológicas foram identificadas, especialmente na manutenção de imaturos em laboratório, o que resultou em baixa sobrevivência. A ausência de uma metodologia que garantisse condições adequadas impossibilitou a determinação precisa do tempo de desenvolvimento dos imaturos e dos estágios larvais. Estudos futuros devem priorizar o uso de estufas com temperatura controlada (28°C) e umidade ambiente, como proposto por Werneck (2012) em estudos com *Epicharis picta*.

A baixa riqueza e abundância de inimigos naturais observada na agregação pode ter sido influenciada pela ausência de uma metodologia específica e pela limitação temporal das amostragens. Recomenda-se o uso de armadilhas de emergência, conforme sugerido por trabalhos anteriores (Martins *et al.*, 2019; Werneck e Campos, 2020), para uma avaliação mais precisa desses insetos. Além disso, não foi possível determinar o tempo necessário para a construção dos ninhos nem o número de voos de forrageio para construção e provisão das células. Estudos futuros devem incluir períodos consecutivos mais longos de observação para abordar essas lacunas.

Não foi possível determinar o tempo necessário para a construção dos ninhos, nem o número de voos de forrageio requeridos para a construção e provisão das células de cria. Para abordar essa lacuna, é necessário um período consecutivo superior a cinco dias em campo para observações comportamentais detalhadas, o que não foi viável neste estudo por razões logísticas.

O compartilhamento de entradas de ninhos por algumas fêmeas na agregação, observação que vai ao encontro dos achados de Camargo *et al.* (1975), pode ser indicativo de um polimorfismo social (por exemplo: Gonzáles-Vasquero, 2022) na espécie ou na população estudada em particular. Assim, sugere-se que futuros estudos investiguem detalhadamente o comportamento reprodutivo e social de *E. flava* para melhor compreender essa possível variação social.

Quanto ao segundo capítulo, entre as 70 amostras utilizadas, duas foram descartadas das análises devido ao número inferior a 500 grãos de pólen. Essas amostras descartadas eram provenientes de cargas da escopa compostas exclusivamente por óleo floral. O número de amostras descartadas não foi considerado relevante neste trabalho. Porém, destaca-se que a amostragem de cargas de óleo floral pode não fornecer uma quantidade suficiente de grãos de pólen para uma análise representativa, o que deve ser levado em consideração em futuros estudos.

A riqueza de fontes florais utilizadas pelas fêmeas em uma única manhã de forrageio, avaliada neste trabalho através dos dados utilizados para a construção das redes de interação, representou uma porcentagem significativa (59%) da riqueza total de flores utilizadas pela população entre novembro e fevereiro. Essa variação acentuada no uso de recursos em escalas de tempo mais curtas, em comparação com escalas mais longas, já foi documentada em abelhas generalistas

do gênero *Ceratina* (Klečka *et al.*, 2022). Isso sugere que a restrição temporal na metodologia pode ter influenciado diretamente a alta variação individual observada. Em uma análise de longo prazo, essa variação individual no uso de recursos pode não ser tão evidente.

Desse modo, reconhece-se que a análise de amostras provenientes de apenas uma carga polínica pode não capturar completamente a variação individual no uso de recursos florais pelas fêmeas da agregação, devido à limitação da escala temporal. O padrão observado no presente estudo é um retrato da população em um tempo instantâneo e a avaliação em escalas de tempo diferentes são importantes para análises mais amplas.

Para estudos futuros, é sugerida uma investigação mais aprofundada das variações no uso de fontes florais por essas abelhas. Esse aprofundamento pode considerar amostragens em diferentes escalas, desde cargas polínicas individuais até análises das provisões larvais, como feito por Klečka *et al.* (2022), ou a amostragem de cargas polínicas da mesma fêmea ao longo do tempo. Além disso, considerar fatores fenotípicos e dinâmicas populacionais e compará-los aos modelos de variação individual propostos por Svanbäck e Bolnick (2005) é interessante para o entendimento das causas das variações individuais no uso de recursos por essas abelhas.

Por fim, os resultados desta dissertação fornecem informações importantes para a compreensão da ecologia de *E. flava*, que podem ser utilizadas no desenvolvimento de estratégias de manejo voltadas para minimizar os impactos humanos diretos sobre os ninhos, além de contribuir para sua conservação tanto localmente quanto em contextos mais amplos, como os ecossistemas de Mata Atlântica.