



**Universidade Federal de Uberlândia**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e**  
**Conservação de Recursos Naturais**



**ESTRUTURA DAS INTERAÇÕES ABELHAS-PLANTAS: USO DE PLANTAS-ISCAS  
E ANÁLISES POLÍNICAS PARA DETERMINAÇÃO DO NICHOS ALIMENTAR E  
DESCRIÇÃO DAS REDES ECOLÓGICAS EM SISTEMAS NATURAIS E  
CULTIVADOS**

**Laíce Souza Rabelo**

**2016**

**Laíce Souza Rabelo**

**ESTRUTURA DAS INTERAÇÕES ABELHAS-PLANTAS: USO DE PLANTAS-ISCAS  
E ANÁLISES POLÍNICAS PARA DETERMINAÇÃO DO NICHOS ALIMENTAR E  
DESCRIÇÃO DAS REDES ECOLÓGICAS EM SISTEMAS NATURAIS E  
CULTIVADOS**

**Tese apresentada à Universidade Federal de  
Uberlândia, como parte das exigências para  
obtenção do título de Doutora em Ecologia e  
Conservação de Recursos Naturais.**

**Orientadora**

**Dr<sup>a</sup> Solange Cristina Augusto**

**Coorientadora**

**Dr<sup>a</sup>. Esther Margarida Alves Ferreira Bastos**

**Uberlândia**

**Fevereiro - 2016**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

---

R114e      Rabelo, Laíce Souza, 1987  
2016          Estrutura das interações abelhas-plantas: uso de plantas-isca e análises polínicas para a determinação do nicho alimentar e descrição das redes ecológicas em sistemas naturais e cultivados/ Laíce Souza Rabelo. - 2016.  
102 f. : il.

Orientadora: Solange Cristina Augusto.

Coorientadora: Esther Margarida Alves Ferreira Bastos.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Abelha - Teses. 3. Interação animal-plantas - Teses. I. Augusto, Solange Cristina. II. Bastos, Esther Margarida Alves Ferreira. III. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós – Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. IV. Título.

---

CDU: 574

**Laíce Souza Rabelo**

**ESTRUTURA DAS INTERAÇÕES ABELHAS-PLANTAS: USO DE PLANTAS-ISCAS  
E ANÁLISES POLÍNICAS PARA DETERMINAÇÃO DO NICHOS ALIMENTAR E  
DESCRIÇÃO DAS REDES ECOLÓGICAS EM SISTEMAS NATURAIS E  
CULTIVADOS**

**Tese apresentada à Universidade Federal de  
Uberlândia, como parte das exigências para  
obtenção do título de Doutora em Ecologia e  
Conservação de Recursos Naturais.**

Aprovada em 17 de fevereiro de 2016.

**BANCA EXAMINADORA:**

---

Prof. Dr. Carlos Alberto Garófalo – FFCLRP - USP

---

Prof. Dr. Léo Correia da Rocha Filho– FFCLRP-USP

---

Prof. Dr. Ivan Schiavini - UFU

---

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira - UFU

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Solange Cristina Augusto – UFU (Orientadora)

**Uberlândia  
Fevereiro – 2016**

*Dedico esse trabalho aos meus pais,  
Paulo e Milene, à minha irmã, Daiene,  
ao meu namorado Alexandre e à minha  
orientadora Solange.*

## *Agradecimentos*

*Este trabalho é resultado do esforço de muitas pessoas e por isso meus agradecimentos especiais:*

*Aos meus pais, Paulo e Milene, à minha irmã, Daíene, e ao meu namorado, Alexandre pelo carinho, dedicação e participação efetiva em todas as etapas desse trabalho, desde dias no campo, no laboratório e a convivência em casa. Meus sinceros agradecimentos por esse apoio incondicional em todos os momentos!*

*À minha querida orientadora e amiga, a professora Dr<sup>a</sup> Solange Augusto, pelos ensinamentos, paciência e prontidão em me ajudar em todos os momentos do trabalho. Durante quase uma década de convivência, pude contar com seu apoio e compreensão nos momentos difíceis e com muitos conselhos. Muito obrigada pelo carinho e amizade!*

*À minha coorientadora Dr<sup>a</sup> Esther Bastos pela prontidão em me ajudar com a identificação polínica e pelos ensinamentos ao longo de todos estes anos.*

*Ao professor Dr. Paulo Eugênio Oliveira por permitir que eu trabalhasse em seu laboratório, pela paciência quanto às minhas dúvidas e por aceitar compor a banca examinadora.*

*Ao professor Dr. Ivan Schiavinni pela identificação das plantas coletadas no estudo, pela paciência quanto às minhas dúvidas e por aceitar compor a banca examinadora.*

*Aos professores Dr. Carlos Garófalo e Dr. Léo Rocha Filho pela disponibilidade em participarem da banca examinadora desta tese.*

*À minha querida amiga Alice Vilhena, com quem iniciei os trabalhos no laboratório e quem me ensinou toda a técnica de análise polínica, por continuar a me acompanhar, mesmo de longe.*

*Aos meus colegas do Laboratório de Ecologia e Comportamento de Abelhas (LECA) e aos amigos, pelo acompanhamento nas coletas no campo e apoio nas atividades desenvolvidas no laboratório. Em especial à Camila Junqueira, que me acompanhou desde a graduação, pelo apoio e força nos momentos de desânimo.*

*À minha amiga Renata Guimarães, pelo acompanhamento no campo e no laboratório e pelo apoio nos momentos difíceis.*

*A todos os meus professores que me acompanharam e contribuíram com o meu crescimento acadêmico e pessoal ao longo de todos os anos de estudo.*

*Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Em especial à Maria Angélica, que, sempre de bom humor, esteve à disposição para o esclarecimento das dúvidas ao longo de todos esses anos no programa.*

*Aos funcionários da Estação Experimental Água Limpa. Em especial ao Francisco Célio, à Dona Miramar e ao Seu Divino, pelo apoio, carinho, comida maravilhosa e inúmeras caronas, que permitiram uma coleta de dados mais tranquila.*

*Aos funcionários do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, pelas condições oferecidas para a coleta de dados.*

*À CAPES pela bolsa concedida e ao CNPQ e à FAPEMIG pelo financiamento do meu trabalho.*

*Muito obrigada!*

## ÍNDICE

Agradecimentos.....	v
Resumo.....	viii
Abstract .....	ix
<b>1. Introdução geral .....</b>	<b>1</b>
1.1. <i>Importância da polinização biótica e as principais ameaças a sua manutenção ....</i>	1
1.2. <i>Ferramentas utilizadas para a determinação do nicho alimentar das abelhas e das interações ecológicas .....</i>	3
1.3. A polinização no Cerrado brasileiro e alguns grupos funcionais de polinizadores.	7
1.4. A polinização de cultivos agrícolas no Cerrado .....	10
<b>2. Objetivos e apresentação da tese.....</b>	<b>12</b>
<b>3. Referências .....</b>	<b>14</b>
<b>4. Capítulo 1: Oil-collecting bees and floral sources: what can the interactions tell us about responses of the community to scenarios of extinctions? .....</b>	<b>23</b>
<b>5. Capítulo 2: Food niche of <i>Exomalopsis (Exomalopsis) fulvofasciata</i> Smith (Hymenoptera: Apidae) in Brazilian savanna: the importance of oil-producing plant species as pollen sources .....</b>	<b>49</b>
<b>6. Capítulo 3: Robustez da rede de interações em um agrossistema: importância da associação de cultivos e plantas do entorno e influência da abundância e do tamanho corporal dos visitantes florais.....</b>	<b>70</b>
<b>7. Considerações finais.....</b>	<b>95</b>
<b>8. Anexos .....</b>	<b>98</b>



## RESUMO

Rabelo, Laíce Souza; 2016. Estrutura das interações abelhas-plantas: uso de plantas-isca e análises polínicas para determinação do nicho alimentar e descrição das redes ecológicas em sistemas naturais e cultivados. Tese de Doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG. 102p.

O nicho alimentar e as interações entre diferentes grupos de abelhas e plantas podem ser estudados, em sistemas distintos, usando a associação de ferramentas, como planta-isca, análise polínica e abordagem de redes de interações. Nesse contexto, o objetivo geral deste trabalho foi estudar as interações entre abelhas e plantas em dois sistemas ecológicos: um natural, utilizando espécies de Malpighiaceae como plantas-isca, e outro cultivado, utilizando-se consórcio de cultivos de abóbora-menina (*Cucurbita moschata*) e berinjela (*Solanum melongena*) como plantas-isca. No sistema natural, a observação do comportamento de forrageamento e a análise das cargas polínicas das abelhas coletoras de óleo amostradas em *Byrsonima* spp. mostraram que: 1) os comportamentos de forrageamentos para pólen e óleo foram significativamente associados aos grupos taxonômicos; 2) a principal fonte de pólen para esses insetos foi *Byrsonima* spp. e 3) a robustez das redes de interações foi influenciada pela remoção das abelhas de acordo com a abundância, tamanho corporal e grupos taxonômicos. Além disso, nesse sistema também foi estudado o nicho alimentar de *Exomalopsis fulvofasciata* (Apidae). Essa espécie forrageou em cinco fontes florais (sendo *Byrsonima* a principal delas) e usou predominantemente grãos de pólen pequenos e flores com anteras não poricidas. Já no agrossistema, foi verificada uma baixa similaridade entre as comunidades de visitantes florais dos cultivos que foram explorados para a coleta de recursos complementares (pólen e néctar). Além disso, observou-se que o sistema completo, formado por todas as espécies de abelhas, ambos os cultivos e as plantas do entorno, apresentou maior robustez quanto à remoção de espécies do que todos os cenários mais simples, exceto quanto a eliminação das abelhas de acordo com a abundância. Assim, os resultados obtidos contribuíram com o maior entendimento das interações abelhas-plantas em reservas naturais de Cerrado e áreas cultivadas. As informações sobre os comportamentos de forrageamento e o nicho alimentar, associada às simulações de possíveis cenários de extinções, podem ser usadas como subsídio para ações de conservação e manejo dos polinizadores.

**Palavras-chave:** comportamento de forrageamento; robustez; *Byrsonima*; Apidae

## ABSTRACT

Rabelo, Laíce Souza; 2016. Structure of bee-plant interactions: the use of plant-baits and pollen analysis to determine the food niche and description of ecological networks in natural and crop systems. Doctoral Thesis in Ecology and Conservation of Natural Resources. Federal University of Uberlândia. Uberlândia-MG. 102p.

The food niche and the interactions between different groups of bees and plants can be studied, in dissimilar systems, using the association of tools, such as plant-bait, pollen analysis and interaction network approach. In this context, the general aim of this work was to study the interactions between bees and plants in two ecological systems: one natural, using species of Malpighiaceae as plant-baits, and other crop area, using the consortium between eggplant (*Solanum melongena*) and pumpkin (*Cucurbita moschata*) as bait plants. In the natural system, observations of the foraging behaviour and the analysis of pollen loads of oil-collecting bees sampled in *Byrsonima* spp. showed that: 1) the behaviour of foraging for pollen and oil was significantly associated with the taxonomic groups; 2) the main pollen source for these bees was *Byrsonima* spp. and 3) the robustness of interaction networks was influenced by the removal of bees according to the abundance, body size and taxonomic groups. Additionally, in this system we also studied the food niche of *Exomalopsis fulvofasciata*. This species foraged in five floral sources (being *Byrsonima* the most important) and used predominantly small pollen grains and flowers with non poricidal anthers. In the agrosystem, we observed a low similarity in the communities of flower visitors between the two crops that have been exploited for the collection of complementary resources (pollen and nectar). Furthermore, we observed that the complete system, formed by all bee species, both crops and surrounding plants, showed a greater robustness to the removal of species than all the simplest scenarios, except for the exclusion of bees according to their abundance. Thus, the results obtained in this study contributed to a greater understanding of bees-plants interactions in natural areas in Cerrado and crop areas. Information about the foraging behaviour and food niche, associated with simulations of possible extinction scenarios can be used to support actions of conservation and management of pollinators.

**Keywords:** foraging behaviour; robustness; *Byrsonima*; Apidae

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

### *1.1. Importância da polinização biótica e as principais ameaças a sua manutenção*

As interações entre as espécies é um componente essencial para a manutenção do fluxo de energia entre os níveis tróficos e da biodiversidade (Ollerton et al. 2006). Especificamente, as interações entre as angiospermas e os insetos conectam milhões de espécies e beneficiam diretamente a humanidade, por meio da manutenção da produtividade agrícola e indiretamente por meio da conservação dos ecossistemas (Waser 2006).

Os polinizadores são responsáveis por promover a reprodução sexuada das plantas e, consequentemente, contribuir para a produção de sementes, nozes e frutos usados na alimentação por diversos animais (Bradbear 2009). Já em sistemas cultivados, a presença desses polinizadores pode, também, promover o aumento da produção, número de sementes, qualidade e massa dos frutos consumidos em nossa alimentação e da produção de sementes de espécies cujas partes vegetativas usamos em nossa dieta (Klein et al. 2007).

Estima-se que 80% das angiospermas dependem em algum grau da polinização por insetos, de acordo com a sua morfologia floral e o seu sistema de reprodução (Klein et al. 2007; Bradbear 2009). As principais ordens de insetos responsáveis pela polinização são Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera e Coleoptera (Bradbear 2009).

Ao se considerar apenas a polinização realizada pelos insetos, em plantas cultivadas em todo planeta, estimou-se que, em 2005, o valor desse serviço ecossistêmico foi de 153 bilhões de euros (Gallai et al. 2009). Além disso, foi verificado que as categorias de alimentos mais dependentes de insetos polinizadores são hortaliças, frutas e oleaginosas comestíveis, enquanto, as mais vulneráveis são os cultivos de estimulantes, castanhas e frutas (Gallai et al. 2009).

Dentre os grupos de insetos, destacam-se as abelhas que representam cerca de 50% dos polinizadores na região tropical e participam da polinização de cerca de um terço de todas as plantas e produtos derivados delas usados na alimentação humana (Waser 2006, Bradbear 2009). Entre essas plantas podemos citar, por exemplo, 1- aquelas usadas para a produção de óleos, como algodão (*Gossypium hirsutum* - Malvaceae), girassol (*Helianthus annuus* - Asteraceae), canola (*Brassica napus* - Brassicaceae), coco (*Cocos nucifera* - Arecaceae) e amendoim (*Arachis hypogaea* - Fabaceae) (Morandin e Winston 2005, Bradbear 2009); 2- algumas frutas, como acerola (*Malpighia emarginata* - Malpighiaceae) (Vilhena et al. 2012),

caju (*Anacardium occidentale* - Anacardiaceae) (Freitas et al. 2014), maracujá-amarelo (*Passiflora edulis* - Passifloraceae) (Yamamoto et al. 2012; Junqueira et al. 2013) e morango (*Fragaria x ananassa* - Rosaceae) (Slaa et al. 2006); e 3- algumas hortaliças como tomate (*Lycopersicon esculentum* - Solanaceae) (Santos et al. 2014), berinjela (*Solanum melogena* - Solanaceae) (Montemor e Souza 2009) e abóbora (*Curcubita* spp. - Cucurbitaceae) (Nascimento et al. 2006).

O reconhecimento da importância das abelhas para a sociedade humana, associado aos indícios do declínio de polinizadores, são fatores que incentivaram a criação de programas que visam o monitoramento desse processo, a ampliação do número de espécies usadas para o manejo e a conservação desse grupo de insetos (Imperatriz-Fonseca et al. 2012). No Brasil, em 2000, foi criada a Iniciativa Brasileira de Polinizadores com o objetivo de estabelecer uma rede de pesquisa para o estudo do papel da polinização em diversas culturas agrícolas (Imperatriz-Fonseca et al. 2012).

O conhecimento produzido a respeito das interações entre abelhas e plantas permitiu, por exemplo, o estabelecimento de práticas que visam minimizar os efeitos do declínio de polinizadores em áreas naturais e cultivadas, como a preservação da vegetação nativa e o manejo de espécies. Populações de abelhas nativas são essenciais para a polinização e a sua manutenção está associada à presença de áreas naturais (Kremen et al. 2002). Já as espécies manejadas precisam de condições adequadas para a sua sobrevivência na área de interesse, isto é, recursos alimentares, locais adequados para a nidificação e práticas agrícolas que não as coloquem em risco (Garibaldi et al. 2011).

Dentre as abelhas, *Apis mellifera* Linnaeus (Apidae) é a espécie mais amplamente manejada por ser um polinizador efetivo em vários cultivos (Imperatriz-Fonseca et al. 2012, Bradbear 2009). Essa espécie possui colônias perenes, constituídas por um grande número de indivíduos, capacidade de polinizar uma ampla variedade de tipos de flores e de se comunicar para informar fontes florais (Bradbear 2009, Imperatriz-Fonseca et al. 2012). Outras espécies de abelhas também são manejadas com sucesso para a polinização de cultivos como, por exemplo, *Megachile (Eutricharaea) rotundata* (Fabricius) (Megachilidae) e espécies do gênero *Osmia* (Megachilidae) para cultivos de alfafa (*Medicago sativa*) e amêndoas (*Prunus dulcis*), *Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens* Lepelletiere, *Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis* (Olivier) (Apidae), para maracujá-amarelo (*P. edulis*), e espécies de *Bombus* (Apidae) para tomate (*L. esculentum*) (Dogterom et al. 1998, Bosch et al. 2000, Bradbear 2009, Pitts-Singer e Cane 2011, Junqueira et al. 2013).

Embora essas espécies tenham sido manejadas com sucesso, é preciso certa cautela no uso dessa prática. A introdução de espécies exóticas pode alterar localmente as interações na comunidade (Goulson 2003). Além disso, é necessário considerar ainda as implicações dessa prática na variabilidade genética das populações locais (Imperatriz-Fonseca et al. 2012). Nesse contexto, deve-se privilegiar o uso de polinizadores nativos (Imperatriz-Fonseca et al. 2012).

As interações mutualísticas estabelecidas entre as abelhas e as plantas estão ameaçadas pelo isolamento de fontes de recursos e de locais de nidificação. Isso ocorre devido à intensificação da agricultura e de práticas agrícolas inadequadas, ao aumento da fragmentação, à presença de espécies invasoras e às mudanças climáticas (Kremen et al. 2002, Waser e Ollerton 2006).

Atualmente, a vegetação natural encontra-se fragmentada e os fragmentos localizados próximos às áreas agrícolas são as fontes de polinizadores para os cultivos. Nas áreas naturais, as populações de abelhas flutuam devido a fatores como clima, disponibilidade de recursos e abundância de predadores e parasitas. Nas áreas cultivadas, a remoção da vegetação nativa e a presença de grandes campos de cultivos, que simplificam o sistema, restringem o número de espécies aptas a viver nele (Kremen et al. 2002, Silveira 2004). Assim, tais fatores podem reduzir a diversidade desses polinizadores e provocar o isolamento de pequenas populações.

Nesse contexto, é necessário o estabelecimento de práticas adequadas para a manutenção das populações de abelhas e plantas, tanto nos sistemas naturais quanto cultivados. O estabelecimento dessas práticas depende de informações a respeito do nicho alimentar das abelhas e da estrutura das interações abelhas-plantas, que podem ser obtidas por meio de ferramentas como plantas-iscas, análise polínica e de redes de interações ecológicas.

## ***1.2. Ferramentas utilizadas para a determinação do nicho alimentar das abelhas e das interações ecológicas***

As conexões entre as abelhas e as plantas são importantes para a manutenção da saúde dos ecossistemas e são possíveis devido às características das espécies envolvidas. Essas interações são estudadas tanto do ponto de vista das plantas, quanto das abelhas. Os estudos referentes à biologia reprodutiva, por exemplo, possuem como foco as plantas, enquanto trabalhos sobre recursos alimentares enfatizam as abelhas (Potts et al. 2005; Cane e Sipes 2006).

Sendo assim, as interações podem ser identificadas por meio da observação direta em plantas-iscas, ou indiretamente, utilizando análise polínica das cargas presentes nas escopas e corbículas ou de amostras do alimento larval provenientes das células de cria (Potts et al. 2005; Cane e Sipes 2006).

A observação direta permite o registro do comportamento de coleta dos recursos florais, distinção do tipo de recurso coletado e se há transferência de grãos de pólen para o estigma da flor (Cane e Sipes 2006). Essas observações podem ser usadas para a identificação dos polinizadores presentes em uma área, disponibilidade de recompensas florais e diferenças na diversidade entre tipos de habitats (Potts et al. 2005).

As plantas de uma mesma comunidade apresentam diferenças quanto ao tipo de recurso disponibilizado e à morfologia floral, o que influencia o grupo de abelhas que as visitam. Flores abertas ou aquelas com corola tubular grande e que ofereçam néctar, recompensa floral usada por todas as abelhas, provavelmente, serão visitadas por espécies pertencentes a diferentes grupos. Representantes das famílias Asteraceae, Bignoniaceae e Fabaceae, por exemplo, são reconhecidos como importantes fontes de néctar para diversos grupos de abelhas (Andena et al. 2005; Silva et al. 2007).

Por outro lado, existem espécies vegetais que oferecem recursos explorados apenas por grupos específicos, como os aromas (tribo Euglossini) e o óleo (*Centris*, *Epicharis*, Tapinotaspidini e *Tetrapedia*). Por exemplo, o monitoramento exclusivo da aceroleira (*M. emarginata*), que produz polén e óleo, registrou a visita de 25 espécies de abelhas, pertencentes, principalmente, aos gêneros *Centris* e *Epicharis* (Vilhena e Augusto 2007).

Tanto espécies cultivadas, como a aceroleira, quanto nativas, podem ser utilizadas como planta-iscas para estudos sobre o nicho alimentar de seus visitantes e para levantamentos da diversidade de polinizadores. *Matayba guianensis* (Sapindaceae), por exemplo, foi usada como planta-isca para a identificação dos grupos de abelhas que a visitam e fatores que influenciam as interações (Carvalho e Oliveira 2010).

O uso de plantas-iscas, associado ao método de análise polínica, pode fornecer informações sobre o nicho alimentar de polinizadores e sobre a estrutura da comunidade. Em cultivo de acerola, a análise da composição das cargas polínicas das fêmeas dos visitantes florais permitiu a determinação da amplitude do nicho alimentar de 15 espécies de *Centris* e *Epicharis* e a observação da influência do tamanho corporal e do tipo de antera na composição de subgrupos na comunidade e na robustez da rede de interações entre essas abelhas e as suas fontes de pólen (Rabelo et al. 2014b).

A análise polínica é uma técnica usada em estudos forenses, pesquisas sobre as mudanças climáticas e identificação de padrões de migração, da origem do mel e das plantas usadas para a coleta de recursos alimentares por insetos (Jones e Jones 2001; Vilhena et al 2012; Rabelo et al. 2014a,b). As características morfológicas dos grãos de pólen, como tamanho, forma e ornamentação da sexina, expostas por tratamentos químicos, como a acetólise, são usadas para a identificação polínica (Erdtman 1960; Salgado-Labouriau 1973; Barth e Melhem 1988).

A identificação dos grãos pode ser realizada por comparação com referências de espécies vegetais presentes na literatura (Salgado-Labouriau 1973; Roubik e Moreno 1991; Bastos et al. 2008) e das áreas de estudo. Após a identificação, é possível realizar, também, análises quantitativas, que permitem determinar a importância de cada fonte para a dieta das abelhas (Cane e Sipes 2006). A desvantagem do uso dessa técnica é a dificuldade na distinção das espécies que apresentam morfologias polínicas semelhantes utilizando a microscopia ótica, como o que ocorre entre algumas plantas do mesmo gênero (Cane e Sipes 2006). Além disso, a análise das cargas polínicas constitui uma ferramenta mais efetiva para o estudo da dieta de grupos que nidificam no solo, em relação às amostras de alimento larval presente nas células de cria, devido à dificuldade da localização desses ninhos no ambiente.

As interações identificadas podem ser estudadas sobre a perspectiva de análises de redes, que constituem um conjunto de ferramentas que permitem a descrição de padrões em redes ecológicas. As redes de interações podem ser usadas tanto em estudos de sistemas naturais, quanto em agrossistemas, pois permitem a criação de modelos visuais das interações entre as espécies e a investigação do padrão estrutural da rede (aninhada, compartimentalizada, em gradiente ou mista), das propriedades do sistema (por exemplo, robustez, especialização e sobreposição de nicho), e das alterações estruturais ao longo do tempo e espaço (Memmott et al. 2004; Lewinsohn e Prado 2006; Bascompte et al. 2003; Dormann e Gruber 2012).

Inicialmente, os estudos utilizando essas ferramentas visavam à identificação do padrão estrutural das redes entre abelhas e plantas e foi verificado que a maioria delas apresenta padrão aninhado (Lewinsohn e Prado 2006; Bascompte et al. 2003). Nesse tipo de padrão estrutural há a presença de dois subgrupos, denominados generalista e especialista. As espécies presentes nesses grupos são definidas de acordo com o número de interações que estabelecem e a sua posição na rede, não havendo, necessariamente, uma correspondência entre esses termos e seus conceitos ecológicos. O primeiro grupo está localizado no topo da

rede e é formado por espécies que possuem grande número de interações, enquanto o segundo é composto por aquelas localizadas na base e que apresentam poucas interações, que são realizadas, principalmente, com as espécies generalistas (Lewinsohn e Prado 2006).

Posteriormente, os estudos avançaram no sentido de: 1- analisarem outras características das redes de interações, como conectância, sobreposição do nicho, robustez e especialização, e 2- realizarem experimentos como, por exemplo, a observação do efeito da remoção de espécies. Nesses estudos foram verificadas diferenças nos parâmetros analisados entre as redes de interações. Por exemplo, o estudo do subconjunto das interações entre as abelhas coletoras de óleo e as espécies de Malpighiaceae observou maior coesão e robustez da rede em relação àquelas mais amplas, isto é, envolvendo grupos diferentes de polinizadores e plantas (Bezerra et al. 2009).

Um dos aspectos estudados é a robustez da rede de interações, ou seja, a tolerância do sistema à remoção de espécies (Memmott et al. 2004). Experimentos envolvendo a remoção sistemática de espécies em uma comunidade são difíceis de serem realizados e, por isso, uma abordagem teórica é mais adequada. Estudos das interações entre polinizadores e plantas verificaram que a robustez do sistema pode ser influenciada pelo número de conexões realizadas pelas espécies (Memmott et al. 2004), conectância da rede (Dunne et al. 2002), perda de habitat (Evans et al. 2013) e características florais (Rabelo et al. 2014b).

A robustez da rede de interações pode ser influenciada, também, pelas características das espécies na comunidade. A investigação da influência de diversos parâmetros sobre a robustez da rede de interações pode ajudar a compreender as possíveis respostas da comunidade para cenários de extinções. Sabe-se que as principais ameaças para as interações entre abelhas e plantas (como invasão biótica, uso da terra, fragmentação e alterações climáticas) podem causar a perda não aleatória de espécies e mudanças na composição da comunidade (Smith e Knapp 2003; Waser e Ollerton 2006).

O estudo de rede de interação permite a simulação da remoção de espécies da comunidade, a fim de verificar as suas consequências para os padrões das interações. Por exemplo, é possível analisar se as diferenças na abundância das espécies e dos grupos taxonômicos podem afetar a robustez da comunidade, tendo em vista que as características das espécies dominantes contribuem mais para os processos ecológicos na comunidade do que as de espécies raras (Hillebrand et al. 2008). Também é possível verificar como o tamanho do corpo de abelhas pode influenciar a robustez da rede de interação, As espécies maiores seriam capazes de voar a grandes distâncias (Greenleaf et al., 2007) e, consequentemente, serem



menos susceptíveis a redução local da oferta de recursos florais, por explorarem uma área maior do que as abelhas menores. Podemos, ainda, simular agrossistemas com diferentes graus de complexidade, para avaliar a contribuição dos cultivos e das áreas do entorno como fontes de recursos para as abelhas.

Nesse contexto, a associação de várias ferramentas pode favorecer a obtenção de informações mais realistas sobre os sistemas estudados, tanto naturais quanto cultivados, e permitir a avaliação de cenários hipotéticos.

### ***1.3. A polinização no Cerrado brasileiro e alguns grupos de polinizadores***

No planeta, são reconhecidas 25 áreas que apresentam grande número de espécies endêmicas associadas a uma grande perda de habitats, denominadas de “hotspots” (Myers et al. 2000). Devido às essas características, elas são consideradas áreas estratégicas para a conservação da biodiversidade. O Cerrado brasileiro é um “hotspot” localizado na região central do país, cuja vegetação nativa primária abrangia 1783200 Km<sup>2</sup> (Myers et al. 2000). Essa região abriga 1,5% das espécies de plantas do planeta e 0,4% das espécies de vertebrados endêmicos em uma área que, em 2000, apresentava apenas 20% da sua cobertura primária (Myers et al. 2000).

A vegetação do bioma Cerrado é composta por um conjunto de fitofisionomias que apresentam diferenças quanto à porcentagem de cobertura de espécies arbóreas, entre outras características, denominadas de campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto*, cerradão, mata mesofítica e mata de galeria (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Nas regiões onde o solo é bem drenado há o predomínio das savanas (cerrado *sensu lato*), nas áreas próximas aos cursos de água estão às matas de galeria e outros tipos de vegetação mais úmidos e nas regiões de solo mais férteis estão as matas mesofíticas (Oliveira-Filho e Ratter 2002).

As plantas herbáceas e arbóreas presentes no bioma possuem diferenças quanto aos padrões de fenologia. Estudo realizado com 347 espécies relatou que as herbáceas produzem flores mais intensamente no final da estação úmida, enquanto as arbóreas florescem, principalmente, no início dessa estação (Batalha e Mantovani 2000). As abelhas utilizam tanto espécies arbóreas quanto herbáceas para a coleta de recursos. Por isso, diferenças quanto ao padrão de floração entre esses grupos vegetais podem ser importantes para a manutenção da

oferta de recursos ao longo do tempo, especialmente, para as espécies que são ativas o ano todo.

A maioria das plantas no bioma apresenta flores abertas, com antese diurna e cores pálidas (branco, creme, amarelo e verde). Cerca de metade das espécies oferecem néctar como recompensa floral aos seus visitantes (Martins e Batalha 2006). Quanto às características reprodutivas, a maioria das plantas possui flores hermafroditas e auto incompatíveis (Oliveira e Gibbs 2002).

No Cerrado, as famílias que apresentam o maior número de espécies são Fabaceae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Myrtaceae e Rubiaceae (Furley 1999), sendo as abelhas responsáveis pela polinização da maioria delas (Oliveira e Gibbs 2002; Martins e Batalha 2006). As espécies de abelhas da família Apidae, que apresentam tamanho corporal de pequeno a médio portes, são os visitantes florais mais comuns (Oliveira e Gibbs 2002). Alguns grupos de abelhas são comumente encontrados em diversas fitofisionomias, como *Apis mellifera* e *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793), enquanto, outros são mais diversos ou associados a ambientes florestais, tais como Halictini (Oliveira e Gibbs 2002) e Euglossini (Silveira et al. 2015). Há também a presença de abelhas de grande porte, como as dos gêneros *Centris*, *Xylocopa*, *Bombus* e *Eulaema* (Oliveira e Gibbs 2002).

As abelhas coletoras de óleo são conhecidas por suas interações com espécies da família Malpighiaceae. Essas abelhas são representadas, na região Neotropical, por um grupo não-monofilético, formado por espécies de *Centris*, *Epicharis*, Tapinotaspidini e *Tetrapedia* (Alves-dos-Santos et al 2007; Danforth et al 2012; Martins e Melo 2016). Estas abelhas dependem do óleo para construir seu ninho e, em alguns casos, para alimentar suas crias (Michener 2007). O comportamento de exploração de óleo por abelhas evoluiu, provavelmente, sete vezes na família Apidae, enquanto que, entre as plantas, possivelmente a produção de óleo evoluiu 28 vezes (Renner e Schaefer 2010).

Apesar de serem os únicos grupos de abelhas da região Neotropical que coletam óleo, eles não podem ser tratados como uma guilda. Guildas de animais são compostas por espécies que exploram a mesma classe de recurso de forma semelhante (Blondel 2003). Embora todas as abelhas de óleo apresentem adaptações morfológicas para a coleta de óleo, elas diferem em seu comportamento e na sua contribuição para a polinização das fontes florais desse recurso (Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987, Vilhena e Augusto 2007). Por exemplo, as espécies de Malpighiaceae são as principais fontes de óleo na região Neotropical e abelhas exploram este recurso usando duas estratégias diferentes (Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987).

Espécies de *Centris* e *Epicharis* polinizam as flores tocando as anteras e os estigmas com a parte ventral do corpo durante a coleta de óleo usando as quatro pernas. Tapinotaspidini e *Tetrapedia* spp. coletam o óleo usando as duas pernas anteriores por trás da flor ou a partir de botões florais, sem tocarem qualquer estrutura reprodutiva da planta.

As espécies de Malpighiaceae também constituem importantes fontes de pólen para as abelhas coletoras de óleo (Alves-dos-Santos et al. 2007; Rabelo et al. 2014a,b). Além disso, alguns representantes dessas plantas também são usados como fontes de pólen por outros grupos de abelhas como, por exemplo, espécies eussociais (*A. mellifera*, *T. spinipes* e *P. lineata*) e *Exomalopsis* spp. (Imperatriz-Fonseca et al. 2011; Boas et al. 2007; Sazan et al. 2014).

*Exomalopsis* é o único gênero de Exomalopsini no Brasil (Silveira et al., 2002). Algumas espécies desta tribo foram reclassificadas como Teratognathini e Tapinotaspidini (um dos grupos especializados em coleta de óleo) (Michener e Moure 1957, Silveira et al 2002; Alves-dos-Santos et al 2007). Espécies desse gênero constroem ninhos no solo e algumas espécies aprovisionam as células cooperativamente; portanto, são consideradas comunais (Rozen 2011).

Há registros de fêmeas de *Exomalopsis* forrageando em flores de Araliaceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Bixaceae, Fabaceae, Malpighiaceae, Nyctaginaceae, Sapindaceae, Solanaceae e Sterculiaceae (Guimarães et al 2008; Imperatriz-Fonseca et al 2011). Apesar destes registros, a maioria dos estudos não fornece informações sobre o período de atividade das espécies e dos recursos florais coletados em cada fonte.

O estudo do nicho alimentar das abelhas coletoras de óleo e espécies de *Exomalopsis* pode contribuir com dados para o manejo de polinizadores em culturas agrícolas. Espécies de abelhas coletoras de óleo foram registradas como polinizadores de frutíferas como o murici (*Byrsonima crassifolia*) (Rêgo et al. 2006), o caju (*Anacardium occidentale*) (Freitas e Paxton 1998), a acerola (*M. emarginata*) (Freitas et al. 1999; Vilhena e Augusto 2007; Vilhena et al. 2012), o tamarindo (*Tamarindus indica*) (Castro, 2002) e o maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*) (Yamamoto et al. 2012). *Exomalopsis auropilosa*, *Exomalopsis analis* e *Exomalopsis* sp. foram consideradas os principais polinizadores de cultivos de pimenta (*Capsicum annuum*) (Raw 2000), tomate (*Lycopersicon esculentum*) (Santos et al. 2014) e berinjela (*Solanum melongena*) (Montemor e Souza 2009), respectivamente. Considerando os recursos florais identificados, o incremento das populações de *Exomalopsis* poderia ser realizado pelo

enriquecimento das áreas de cultivo com outras fontes vegetais, visto que o manejo dos ninhos no solo é difícil.

Assim, o uso de espécies de Malpighiaceae como plantas-iscas em áreas naturais no Cerrado pode permitir o estudo da estrutura das interações entre as coletoras de óleos e suas fontes de recursos, assim como de outros visitantes destas espécies de plantas. Esses estudos podem contribuir com informações que permitam o estabelecimento de planos de manejo e de conservação mais eficientes.

#### ***1.4. A polinização de cultivos agrícolas no Cerrado***

A diversidade de abelhas nas áreas de Cerrado favorece também a produtividade agrícola da região. Essa região do país apresenta 21,6 milhões de hectares utilizados para cultivos (espécies anuais: 85% e perenes: 15%) (EMBRAPA CERRADOS 2012) e, por isso, contribui significativamente para produção agrícola brasileira. Em 2009/2010, o Cerrado foi responsável pela maior parte da produção nacional de algodão (95%) e soja (54%), e 23% da produção de café (EMBRAPA CERRADOS 2012).

A manutenção do ciclo de vida das abelhas presentes nos agrossistemas depende de remanescentes de vegetação nativa próximos aos cultivos (Kremen et al. 2002). Esses remanescentes podem manter populações de polinizadores nas áreas agrícolas, pois possuem recursos alimentares complementares aos oferecidos pelos cultivos e locais de nidificação, tanto para espécies que nidificam no solo, como em cavidades preexistentes. Certas práticas de manejo do solo podem destruir os ninhos das abelhas nidificantes, assim como o desmatamento reduz a oferta de substratos para nidificação em cavidades e fontes de recursos florais.

A associação entre os cultivos e as plantas nativas do entorno pode também ser estudada utilizando plantas-iscas, análise polínica e redes de interações. A análise das cargas polínicas das abelhas, coletadas em cultivos experimentais ou comerciais, permite a identificação da amplitude do nicho alimentar desses polinizadores. Além disso, é possível a determinação da contribuição do cultivo e das plantas externas para a sua dieta, como o verificado para visitantes da acerola (Rabelo et al 2014b). A análise polínica do material retirado das escopas dos visitantes da acerola mostrou que tanto o cultivo quanto plantas nativas foram importantes fontes de pólen para as espécies estudadas (Rabelo et al. 2014b).

O uso de cultivos como plantas-isca permite, também, a obtenção de informações sobre a importância da diversidade de polinizadores para a produção e a flutuação temporal desses grupos. O monitoramento dos visitantes florais da acerola ao longo de dois anos mostrou que há flutuações no número de visitas de cada espécie e a manutenção da produtividade, devido à grande diversidade de abelhas com funções semelhantes (Vilhena et al. 2012).

Além da manutenção de áreas nativas próximas às cultivadas, estratégias como o consórcio de cultivos podem favorecer a manutenção e o incremento das populações de polinizadores em agrossistemas. Alguns cultivos compartilham parte de seus polinizadores e oferecem recursos florais complementares, por isso, poderiam ser cultivados em associação, para assegurar a disponibilidade de recursos e a diversidade de abelhas. Por exemplo, seria possível associar os cultivos de *Cucurbita moschata* (abóbora-menina) e *Solanum melongena* (berinjela). Estudos isolados mostraram que ambos os cultivos são visitados por abelhas pertencentes às tribos Apini, Augochlorini, Bombini, Euglossini e Meliponini (Montemor e Souza 2009, Serra e Campos 2010, Patrício et al. 2014), mas diferem quanto ao grau de dependência de polinizadores para a formação de frutos. As abelhas são essenciais para a produção de abóboras, enquanto a frutificação da berinjeira depende moderadamente desse grupo (Klein et al. 2007). Além de compartilharem parte de seus polinizadores, esses cultivos oferecerem recursos florais complementares e apresentam crescimento rápido (Montemor e Souza 2009, Serra e Campos 2010).

Ao se estabelecer os consórcios de cultivos, é preciso considerar também as características dos polinizadores-alvo e das plantas escolhidas. As interações entre abelhas e plantas são influenciadas por características comportamentais e morfológicas (Thorp 1979; Michener 2007). Características das plantas, como tipo de antera, tamanho e ornamentação dos grãos de pólen, concentração do néctar e comprimento da corola já foram registradas como importantes para o estabelecimento das interações abelhas-plantas (Buchmann 1978; Thorp 1979; Biesmeijer et al. 1999; Sipes e Tepedino 2005; Michener 2007; Menezes et al. 2012; De Luca e Vallejo-Marín 2013; Rabelo et al. 2014a). Além disso, características das abelhas também são importantes no estabelecimento das interações, como tamanho e coloração corporal (Cortopassi-Laurino et al. 2003; Nogueira-Ferreira e Augusto 2007; Biesmeijer et al. 1999; Rabelo et al. 2014 b).

Nesse sentido, é possível o estabelecimento de experimentos que visem à avaliação da eficiência de consórcios. Para isso, pode-se utilizar espécies vegetais que apresentam

desenvolvimento rápido, como algumas hortaliças, e que possuam características morfológicas semelhantes às fontes já registradas para determinados grupos de abelhas, por meio de ferramentas como análise polínica e plantas-isca.

## 2. OBJETIVOS E APRESENTAÇÃO DA TESE

Ferramentas como plantas-isca, análises polínicas e redes de interações ecológicas podem ser associadas para o estudo do nicho alimentar de abelhas e das suas interações com as plantas em sistemas com características distintas. O reconhecimento de padrões na coleta de recursos por abelhas pode contribuir com informações para o estabelecimento de estratégias que visam à conservação das espécies estudadas, assim como à manutenção dos serviços de polinização e do fluxo gênico entre as plantas.

Sendo assim, o objetivo geral desse trabalho foi estudar as interações entre abelhas e plantas, sob diferentes abordagens, em dois sistemas ecológicos: um natural, utilizando espécies de Malpighiaceae como plantas-isca, em áreas de preservação permanente, e outro cultivado, utilizando-se consórcios de berinjela e abóbora-menina como plantas-isca em uma agrossistema.

As espécies de Malpighiaceae foram escolhidas como plantas-isca devido ao seu potencial para a atração de uma grande diversidade de espécies de abelhas coletoras de óleo. Além disso, essas plantas podem também fornecer recursos para outros grupos de abelhas até então negligenciados em estudos que abordam as interações Malpighiaceae/abelhas coletoras de óleo, como por exemplo, *Exomalopsis*.

Já os cultivos de abóbora-menina (*Curcubita moschata*) e berinjela (*Solanum melogena*) foram escolhidas por: 1- serem polinizadas por abelhas, 2- apresentarem recursos florais complementares (a abóboreira produz também néctar em flores grandes e tubulares, enquanto as flores da berinjeira produzem apenas pólen em anteras poricidas), e 3- apresentarem crescimento rápido (Montemor e Souza 2009, Serra e Campos 2010).

A tese foi estruturada em três capítulos, apresentados na forma de artigos e de acordo com as normas, para referências bibliográficas, propostas pela Apidologie (Capítulos 1 e 3) e Journal of Natural History (Capítulo 2). O segundo capítulo foi submetido para publicação na revista Journal of Natural History e aguarda o parecer final. Após o terceiro capítulo, foram adicionados três anexos, contendo as fotografias dos grãos de pólen identificados para cada grupo de abelha estudado.

Inicialmente, no Capítulo 1, foram apresentadas as redes de interações entre as abelhas coletoras de óleo e as suas fontes de pólen em dois sistemas naturais. Nós utilizamos as interações conhecidas entre as abelhas coletoras de óleo e *Byrsonima* (Malpighiaceae), para quantificar o comportamento de coleta de pólen e/ou óleo pelos diferentes grupos de abelhas e para obter amostras de pólen para as análises da rede de interação. Especificamente, pretendeu-se usar a abordagem de redes de interação para verificar a influência de parâmetros, como o tamanho corporal, a abundância das espécies e os grupos taxonômicos de abelhas (*Epicharis*, *Centris* e *Tapinotaspidini*) na robustez das redes de interação em duas áreas diferentes.

No Capítulo 2, considerando os registros do forrageamento de abelhas não coletoras de óleo nas mesmas espécies de *Byrsonima*, foi apresentada a descrição do nicho alimentar de *Exomalopsis* (*Exomalopsis*) *fulvofasciata* Smith em duas áreas naturais de Cerrado. Esse estudo teve como objetivo determinar a amplitude de nicho alimentar e o papel do tamanho dos grãos de pólen e do tipo de antera das flores na dieta de *E. fulvofasciata* usando espécies de *Byrsonima* como plantas-iscas.

No Capítulo 3 foi apresentada a rede de interações entre os visitantes florais do consórcio de cultivos de abóbora-menina e berinjela e as suas fontes florais em um agrossistema, a partir de ferramentas semelhantes àsquelas usadas nos capítulos anteriores. Especificamente pretendeu-se utilizar o nicho alimentar de abelhas de diferentes grupos para avaliar: 1) a contribuição dos cultivos e das plantas do entorno como fontes de recursos florais; e 2) a robustez da rede de interações à remoção das abelhas por ordem decrescente de tamanho corporal e abundância, e das plantas de acordo com os seguintes cenários: a) sistema completo formado por todas as abelhas, pelos cultivos em consórcio e as fontes do entorno; b) sistema formado por um único cultivo e as fontes do entorno; e c) remoção da principal fonte de pólen do entorno (isto é, aquela usada pela maior parte das abelhas). Assim, com o presente estudo espera-se que o uso de ferramentas similares em sistemas naturais e cultivados permita a identificação da influência das diferenças morfológicas e comportamentais dos organismos nas interações entre abelhas e plantas.

Especificamente, no primeiro capítulo, espera-se observar diferenças entre as espécies de abelhas menores e maiores quanto ao comportamento de coleta de recursos, à amplitude do nicho alimentar e ao uso de Malpighiaceae, como fontes de pólen, resultantes das diferenças morfológicas e comportamentais entre elas. Além disso, espera-se que todos os parâmetros

selecionados influenciem a estrutura da rede de interação, por meio da redução da robustez do sistema, como consequência de alterações nos padrões de utilização dos recursos.

Na segunda parte do estudo, espera-se que a análise das cargas polínicas de *E. fulvofasciata* indique grande importância do pólen de Malpighiaceae para o provisionamento larval e que essa abelha concentre o seu forrageamento em fontes com determinado tipo de antera e tamanho de grãos de pólen.

Já no sistema cultivado, espera-se que duas hortaliças cultivadas em consórcio sejam visitadas por uma grande diversidade de abelhas e que parte desses visitantes florais seja compartilhada entre *C. moschata* e *S. melongena*. As remoções das abelhas, de acordo com o tamanho corporal e abundância, provavelmente, promoverão a redução da robustez da comunidade devido às alterações nos padrões de interações dentro da rede. Além disso, espera-se que a robustez do sistema completo seja maior do que todos os outros cenários simulados, como consequência de uma maior oferta de recursos para os polinizadores.

### 3. REFERÊNCIAS

- Alves-Dos-Santos, I., Machado, I. C., Gaglianone, M. C. (2007) História natural das abelhas coletoras de óleo. Oecol. Bras. 11, 544-557
- Andena, S. R., Bego, L. R., Mechi, M. R. (2005) A Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de cerrado (Corumbataí, SP) e suas visitas às flores. Rev. bras. Zoociências. 7, 47-54
- Barth, O. M., Melhem, T. S. A. (1988) Glossário ilustrado de palinologia. Campinas: Unicamp, 75p
- Bastos, E. M. A. F., Thiago, P. S. S., Santana, R. M., Travassos, A. [CD-ROM] (2008) Banco de imagens de grãos de pólen: mais de 130 espécies de plantas apícolas
- Batalha, M. A., Matovani, W. (2000) Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. Rev. Brasil. Biol. 60, 129-145
- Bezerra, E. L. S., Machado, I. C., Mello, M. A. R. (2009) Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. J Anim Ecol. 78, 1096-1101



- Biesmeijer, J. C., Richter, J. A. P., Smeets, M. J. A. P., Sommeijer, M. J. (1999) Niche differentiation in nectar-collecting stingless bees: the influence of morphology, floral choice and interference competition. *Ecol. Entomol.* 24, 380-388
- Blondel, J. (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*. 100, 223–231
- Boas, J. C. V., Favab, W. S., Laroca, S., Sigrist, M. R. (2013) Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns. *Flora* 208 (2013) 360– 369
- Bosch, J., Kemp, W. P., Peterson, S. S. (2000) Management of *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) populations for almond pollination: methods to advance bee emergence. *Environ. Entomol.* 29, 874-883
- Bradbear, N. (2009) Bees and their role in forest livelihoods: a guide to the services provided by bee and the sustainable harvesting, processing and marketing of their products. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 194p.
- Buchmann, S. L. (1978) A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *J. theor. biol.* 72, 639-657
- Cane, J. H., Sipes, S. (2006) Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and revised lexicon for oligolecty. Em: Waser, N. M., Ollerton, J. (Eds) *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago: University of Chicago Press, 99-122
- Carvalho, A. M. C., Oliveira, P. E. A. M. (2010) Estrutura da guilda de abelhas visitantes de *Matayba guianensis* Aubl. (Sapindaceae) em vegetação do cerrado. *Oecologia Australis*. 14, 40-66
- Castro, M. S. (2002) Bee fauna of some tropical and exotic fruits: potencial pollinators and their conservation. Em: Kevan, P., Imperatriz-Fonseca V. L. (Eds) *Pollinating bees: the conservation link between agriculture and nature*. Brasília: Ministry of Environment , 275-288
- Cortopassi-Laurino, M., Knoll, F. R. N., Imperatriz-Fonseca, V. L. (2003) Nicho trófico e abundância de *Bombus morio* e *Bombus atratus* em diferentes biomas brasileiros. Em:

- Melo, G. A. R., Alves-dos-Santos, I. C. (Eds), Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure, Apoidea Neotropica, Criciúma: UNESC, 285-295
- Danforth, B. N., Cardinal, S., Praz, C., Almeida, E. A. B., Michez, D. (2012) The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annu. Rev. Entomol.* 58, 57-78
- De Luca, P. A., Vallejo-Marín, M. (2013) What's the 'buzz' about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Curr Opin Plant Biol.* 16, 1–7
- Dogterom, M. H., Matteoni, J. A., Plowright, R. C. (1998) Pollination of greenhouse tomatoes by the North American *Bombus vosnesenskii* (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 91, 71-75
- Dormann, C. F., Gruber, B. (2012) Package “bipartite”: Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., Martinez, N. D. (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558–567
- EMBRAPA CERRADOS (2012). Disponível em: <http://www.cpac.embrapa.br/unidade/apresentacao/> (acessado em 15 de janeiro 2015)
- Erdtman, G. (1960) The acetolized method. A revised description. *Svensk Bot. Tidskr.* 54, 561-564
- Evans, D. M., Pocock, M. J. O., Memmott, J. (2013) The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. *Ecol. Lett.* 16, 844–852
- Freitas, B. M., Paxton, R. J. (1998) A comparison of two pollinators: the introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil. *J. Appl. Ecol.* 35, 109-121.
- Freitas, B. M., Pacheco-Filho, A. J. S., Andrade, P. B., Lemos, C. Q., Rocha, E. E. M., Pereira, N. O., Bezerra, A. D. M., Nogueira, D. S., Alencar, R. L., Rocha, R. F., Mendonça, K. S. (2014) Forest remnants enhance wild pollinator visits to cashew flowers and mitigate pollination deficit in NE Brazil. *Journal of Pollination Ecology.* 12, 22-30

- Furley, P. A. (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 8, 223-241
- Gallai, N., Salles, J., Settele, J., Vaissière, B. E. (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810-821
- Garibaldi, L. A., Muchhala, N., Motzke, J., Bravo-Monroy, L., Olschewski, R., Klein, A. (2011) Services from plant–pollinator interactions in the neotropics. Em: Rapidel, B., DeClerk, F., Le Coq, J., Berr, J. (Eds), *Ecosystem services from agriculture and agroforestry: measurement and payment*, New York: Earthscan, 119-139
- Goulson, D. (2003). Effects introduced bees on native ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2003. 34, 1–26
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589-596
- Guimarães, E., Stasi, L. C., Maimon-Rodella, R. C. S. (2008) Pollination Biology of *Jacaranda oxyphylla* with an Emphasis on Staminode Function. *Annals of Botany* 102, 699–711
- Hillebrand, H., Hennett, D. M., Cadotte, M. W. (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89, 1510–1520
- Imperatriz-Fonseca, V. L., Alves-dos-Santos, I., Santos-Filho, P. S., Engels, W., Ramalho, M., Wilms, W., Aguilar, J. B. V., Pinheiro-Machado, C. A., Alves, D. A., Kleinert, A. M. P. (2011) Checklist das abelhas e plantas melitófilas no Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotrop.* 11, 1–25
- Imperatriz-Fonseca, V. L., Canhos, D. A. L., Alves, D. A., Saraiva, A. M. (2012) Polinizadores e polinização - um tema global. Em: Imperatriz-Fonseca, V. L., Canhos, D. A. L., Alves, D. A., Saraiva, A. M. (Eds) *Polinizadores do Brasil: contribuição e perspectivas à biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais*. São Paulo: Edusp, 35-48
- Jones, G. D., Jones, S. D. (2001) The uses of pollen and its implication for Entomology. *Neotrop. Entomol.* 30, 314-349

- Junqueira, C. N., Yamamoto, M., Oliveira, P. E., Hogendoorn, K., Augusto, S. C. (2013) Nest management increases pollinator density in passion fruit orchards. *Apidologie* 44, 729-737
- Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops, *Proc. R Soc. B Biol. Sci.* 274, 303-313
- Kremen, C., Williams, N. M., Thorp, R. W. (2002) Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification, *Ecology* 99, 16812-16816
- Lewinsohn, T. M., Prado, P. I. (2006) Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* 113, 174-184
- Martins, F. Q., Batalha, M. A. (2006) Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the upper Taquari region (Central Brazil). *Braz. J. Biol.* 66, 543-552
- Martins, A. C., Melo, G. A. R. (2016) The New World oil-collecting bees *Centris* and *Epicharis* (Hymenoptera, Apidae): molecular phylogeny and biogeographic history. *Zoologica Scripta*. 45, 22–33
- Memmott, J., Waser, N. M., Price, M. V. (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. Biol. Sci.* 271, 2605–2611
- Menezes, G. B., Gonçalves-Esteves, V., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C., Gaglianone, M. C. (2012) Nesting and use of pollen resources by *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae) in Atlantic Forest areas (Rio de Janeiro, Brazil) in different stages of regeneration. *Rev Bras Entomol.* 56, 86–94
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* 2<sup>a</sup> ed., 953p
- Michener, C. D., Moure, J. S. (1957) A study of the classification of the more primitive non-parasitic anthophorine bees (Hymenoptera, Apoidea). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Bot.* 112, 399-451
- Montemor, K. A., Souza, D. T. M. (2009) Biodiversidade de polinizadores e biologia floral em cultura de berinjela (*Solanum melongena*). *Zootecnia Trop.* 27, 97-103

- Morandin, L. A., Winston, M. L. (2005) Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecol. Appl.* 15, 871-881
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858
- Nascimento, W. M., Coimbra, K. G., Freitas, R. A., Boiteux, L. S. (2008) Eficiência de acessos de *Cucurbita maxima* como polinizadores de abóbora híbrida do tipo “Tetsukabuto”. *Hortic. bras.* 26, 540-542
- Neff, J. L., Simpson, B. B. (1981) Oil-Collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *J. Kans. Entomol. Soc.* 54, 95-123
- Nogueira-Ferreira, F. H., Augusto, S. C. (2007) Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eussociais em uma área de Cerrado. *Biosci. J.* 23, 45-51
- Oliveira, P. E., Gibbs, P. E. (2002) Pollination and reproductive biology in Cerrado plant communities. Em: Oliveira, P. S., Marquis, R. J. (Eds) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, 329-347
- Oliveira-Filho, A. T., Ratter, J. A. (2002) Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. Em: Oliveira, P. S., Marquis, R. J. (Eds) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, 91- 120
- Ollerton, J., Armbruster, W. S., Vasquez, D. P. (2006) The ecology and evolution of specialized and generalized pollination. Em: Waser, N. M., Ollerton, J. (Eds) *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago: University Of Chicago Press, 19-22
- Patricio, G. B., Grisolia, B. B., Desuó, I. C., Montagnana, P. C., Brocanelli, F. G., Gomig, E. G., Campos, M. J. O. (2014) The Importance of Bees for Eggplant Cultivations (Hymenoptera: Apidae, Andrenidae, Halictidae). *Sociobiology.* 59, 1037-1052
- Pitts-Singer, T. L., Cane, J. H. (2011) The alfalfa leafcutting bee, *Megachile rotundata*: the world's most intensively managed solitary bee. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 221-237

- Potts, S. G., Kevan, P. G., Boone, J. W. (2005) Conservation in pollination: collecting, surviving and monitoring. Em: Dafni, A., Kevan, P. G., Husband, B. C. Practical pollination biology. Cambridge: Enviroquest, 401-434
- Rabelo, L. S., Vilhena, A. M. G. F., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C. (2014a) Differentiated use of pollen sources by two sympatric species of oil-collecting bees (Hymenoptera: Apidae). J. Nat. Hist. 48, 1595-1609
- Rabelo, L. S., Vilhena, A. M. G. F., Bastos, E. M. A. F., Aguiar, C. M. L., Augusto, S. C. (2014b) Oil-collecting bee-flower interaction network: do bee size and anther type influence the use of pollen sources? Apidologie 46, 465-477
- Raw, A. (2000) Foraging behaviour of wild bees at hot pepper flowers (*Capsicum annuum*) and its possible influence on cross pollination. Ann. Bot. 85, 487-492
- Rêgo, M. M. C., Albuquerque, P. M. C., Ramos, M.C., Carreira, L. M. (2006) Aspectos da biologia de nidificação de *Centris flavifrons* (Friese) (Hymenoptera: Apidae, Centridini), um dos principais polinizadores do murici (*Byrsonima crassifolia* L. Kunth, Malpighiaceae), no Maranhão. Neotrop. Entomol. 35, 579-587
- Renner, S. S., Schaefer, H. (2010) The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. Phil. Trans. R. Soc. B. 365, 423-435
- Roubik, D. W., Moreno, J. E. (1991) The pollen and spores of Barro Colorado Island. St Louis: Missouri Botanical Garden, 268p
- Rozen, J. G. (2011) Immatures of exomalopsine bees with notes on nesting biology and a tribal key to mature larvae of Noncorbiculate, nonparasitic Apinae (Hymenoptera: Apidae). Am. Mus. Novit. 3749, 1-24
- Salgado-Labouriau, M. L. (1973) Contribuição à palinologia dos Cerrados. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 291p
- Santos, A. O. R., Bartelli, B. F., Nogueira-Ferreira, F. H. (2014) Potential pollinators of tomato, *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae), in open crops and the effect of a solitary bee in fruit set and quality. J. Econ. Entomol. 107, 987-994

- 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. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 86, 347-357
- Serra, B. D. V., Campos, L. A. (2010) Polinização Entomófila de Abobrinha, *Cucurbita moschata* (Cucurbitaceae). *Neotrop. Entomol.* 39, 153-159
- Silva, C. I., Augusto, S. C., Sofia, S. H., Moscheta, I. S. (2007) Diversidade de abelhas em *Tecoma stans* (L.) Kunth (Bignoniaceae): importância na polinização e produção de frutos. *Neotrop. Entomol.* 36, 331-341
- Silveira, F. A. 2004. Monitoring pollinating wild bees. Em: Freitas, B. M., Pereira, J. O. P. (Eds) *Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination*. Fortaleza: Imprensa Universitária , 73-76
- Silveira, G. C., Freitas, F. R., Tosta, T. H. A., Rabelo, L. S., Gaglianone, M. C., Augusto, S. C. (2015) The orchid bee fauna in the Brazilian savanna: do forest formations contribute to higher species diversity? *Apidologie* 46, 197-208
- Silveira F. A., Melo G. A. R., Almeida, E. A. B. (2002) *Abelhas brasileiras: sistemática e identificação*. Belo Horizonte: IDMAR, 253p
- Sipes, S. D., Tepedino, V. J. (2005) Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: Diadasiinae). *Biol. J. Linn. Soc.* 86, 487–505
- Slaa, E. J., Chaves, L. A. S., Malagodi-Braga, K. S., Hofstede, F. E. (2006) Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie* 37, 293-315
- Thorp, R. W. (1979). Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66, 788-812
- Thorp, R. W. (1979) Structural, Behavioral, and Physiological Adaptations of Bees (Apoidea) for Collecting Pollen. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66, 788-812
- Vilhena, A. M. G. F., Augusto, S. C. (2007) Polinizadores da aceroleira *Malpighia emarginata* DC (Malpighiaceae) em área de cerrado no Triângulo Mineiro. *Biosc. J.* 23, 14-23

- Vilhena, A. M. G. F., Rabelo, L. S., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C. (2012) Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. *Apidologie* 43, 51-62
- Waser, N. (2006) Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective. Em: Waser, N. M., Ollerton, J. (Eds) *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago: University of Chicago Press, 3-18
- Waser N, Ollerton J. 2006. Community and biogeographic perspectives. Em: Waser, N. M., Ollerton, J. (Eds) *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago: University of Chicago Press , 167-172
- Yamamoto, M., Silva, C. I., Augusto, S. C., Barbosa, A. A. A., Oliveira, P. E. (2012) The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. *Apidologie* 43, 515–526



# CAPÍTULO 1

**Oil-collecting bees and floral sources: what can the interactions tell us about responses of the community to scenarios of extinctions?**

## **Oil-collecting bees and floral sources: what can the interactions tell us about responses of the community to scenarios of extinctions?**

Laíce Souza Rabelo<sup>a</sup>, Esther Margarida Alves Ferreira Bastos<sup>b</sup>, Solange Cristina Augusto<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais, Brazil;

<sup>b</sup> Diretoria de Pesquisa e Desenvolvimento, Laboratório de Recursos Vegetais e Opoterápicos, Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

**Abstract** – The oil-collecting bees are represented, in the Neotropical region, by a paraphyletic group of bees that differ among themselves in their morphology and foraging behaviour for pollen and oil. In this context, we used three tools (bait plant, pollen analyses and interaction network approach) to identify the pollen and oil sources used by oil-collecting bees and their gathering behaviours in areas of Brazilian woody savannas. Furthermore, we tested the robustness of networks simulating the species removal, according to body size, species abundance and taxonomic groups, to analyse the responses of the community to scenarios of extinctions. We collected 377 females belonging to *Centris* (8 species), *Epicharis* (9 species), *Tetrapedia* and Tapinotaspidini (7 species), and analysed the pollen loads of 74 bees belong to 15 species. We verified that *Byrsonima* species, used as bait plants, were important pollen and oil sources and the foraging behaviours were associated with the taxonomic groups. In the studied areas, the robustness of the networks was influenced negatively by the removal of the bait plant and by exclusion of bees according to body size (from the largest to the smallest). In opposite, the removal of bees from the most abundant to the less abundant species promoted increase of the robustness of the network. The removal of taxonomic group influenced positive or negatively, according to taxa removed and the community studied. Our results indicate that the bee species differ in their contribution to the network structure. Besides, *Byrsonima* species could be considered as a key-species due their important role in the determination of the robustness of the community and as pollen and oil sources for several oil-collecting bee species.

**Keywords:** *Byrsonima*; pollination service; floral resources; Apidae

## 1. INTRODUCTION

The oil-collecting bees are represented in the Neotropical region by a paraphyletic group composed by the genera *Centris*, *Epicharis*, *Tetrapedia* and the tribe Tapinotaspidini (Alves-dos-Santos et al. 2007; Danforth et al. 2012; Martins and Melo 2016). These bees depend on oil to construct their nest and, in some cases, to feed their offspring (Michener 2007). The behaviour of oil exploitation by bees probably evolved seven times in the Apidae family, while among the plants, the oil production probably evolved 28 times (Renner and Schaefer 2010).

Despite of all these bees collect oil, they could not be treated as a guild, considering that they differ in their behaviour and in their contribution for the pollination of the oil sources (Neff and Simpson 1981; Buchmann 1987). Guilds of animals are composed by species that exploit the same class of resource in a similar pattern (Blondel 2003). For example, Malpighiaceae species are the main oil sources in the Neotropical savanna and the oil-collecting bees exploit this resource using two different strategies (Neff and Simpson 1981; Buchmann 1987). *Centris* and *Epicharis* species are considered pollinators by touching anthers and stigma with the ventral part of the body, during the oil collection using the four legs. The species of Tapinotaspidini and *Tetrapedia* species collect the oil, using two legs, from behind of the flower or from buds, without touching any reproductive structure of the flower.

Furthermore, these bees also differ among themselves in body size (Silveira et al. 2002), nest substrate (Alves-dos-Santos et al. 2007) and floral oil hosts (Vogel and Machado 1991; Mickeliunas et al. 2006; Aguiar and Melo 2009; Renner and Schaefer 2010; Boas et al. 2013; Martins and Alves-dos-Santos 2013; Martins et al. 2015). Considering morphological and behavioural differences, it is expected that the groups of oil-collecting bees differ in their ecological functions on the community.

The interactions between oil-collecting bees and floral sources have been studied using different tools and perspectives. Studies using Malpighiaceae species as bait plants associated with interaction network approach verified that the interactions between *Centris* and *Epicharis* and the oil-plants compose a more cohesive and robust system (Bezerra et al. 2009) and that the functional roles of the species vary geographically across the Brazilian Biomes (Mello et al. 2013). Besides, a study associating these two tools with pollen analyses verified that bee's size and anther type of the flower influence the formation of subgroups

regarding to pollen sources in the community composed by species of *Centris* and *Epicharis* (Rabelo et al. 2014). Moreover, the authors also observed that the robustness of the interaction network is influenced by the flowers' characteristic (Rabelo et al. 2014).

The knowledge of the structure of the interactions within a community can contribute to more effective actions for the conservation of ecological processes, such as pollination services (Tylianakis et al. 2010). The interaction network approach allows, for example, the evaluation of the robustness of the community. This property represents the tolerance of the networks to species extinctions (Memmott et al. 2004).

The investigation of the influence of diverse parameters on the robustness of the network can help to highlight possible responses of the community to scenarios of extinctions. It is known that the main threats to bees-plants interactions (biotic invasion, land use, fragmentation and climate change) cause non-random species loss and shifts in species composition of the community (Smith and Knapp 2003; Waser and Ollerton 2006).

In this context, the interaction network approach allows the simulation of the removal of species from the community in order to verify their consequences for the interaction patterns. For example, it is possible to analyze if differences in the species' abundance and taxonomic groups affect the communities' robustness, considering that the traits of the dominant species may contribute more to the ecological processes in the community than those from rare species (Hillebrand et al. 2008). It is also possible to verify how body size of bees influence the robustness of the interaction network, considering that larger species would be able to fly at greater distances (Greenleaf et al. 2007) and, consequently be less susceptible to local reduction of host plants by exploiting a larger area than the smallest ones.

Thus, we used bait plants, pollen analysis and mutualistic network approach to analyse the interactions between oil-collecting bees and floral sources and to understand possible responses of the community to scenarios of extinctions in Brazilian woody savanna. Specifically, we tested the robustness of networks simulating the species removal according to their body size, species abundance and taxonomic groups. We hypothesized that these parameters can influence the structure of the interaction network by reducing the robustness of the system as consequence of changes on the resources use patterns in the interaction networks.

## 2. MATERIAL AND METHODS

### 2.1. Study areas

The oil-collecting bees were sampled at two areas in the Brazilian savanna: the Ecological Station of Panga (ESP: 19°09'20" - 19°11'10" S/ 48°23'20" - 48°24'35" W), Uberlândia – Minas Gerais State, and the State Park of Serra de Caldas Novas (SPSCN: 17°47'56" S/ 48° 40'23,7" O), Caldas Novas – Goiás State. These two ecological reserves (ESP: 403.85 ha and SPSCN: 12,315.36 ha) present savannic and forested phytophysionomies and have high similarity in floristic composition (Schiavini and Araújo 1989; Lopes et al. 2011). Both areas are located in a region that has two seasons: a warm and wet season from October to March, and a cold and dry season from April to September (Rosa et al. 1991).

### 2.2. Oil-collecting bee samplings and records of foraging behaviours

In both areas, ESP and SPSCN, the observation of the foraging behaviour and the collection of bees were performed in three surveys, realized in different periods: November, 2012, October, 2013, and March-April, 2014. The surveys were performed during three days, from 9 a.m. to 1 p.m., totaling 36h of observations/area. We sampled the bees during the warmer and wet seasons, when there is the greatest availability of food resources for bees in Cerrado (Batalha and Matovani 2000).

The bait plants were determined based on preliminary observations performed in the areas of the woody savanna phytophysionomies, across transects of 100m. We search for sites that presented plants visited by oil-collecting bees (Vilhena et al. 2012; Rabelo et al. 2012; 2014a,b) and at least four individuals with newly opened flowers located no more than 5 m from each other. Only species of *Byrsonima* (Malpighiaceae) were founded, according these criteria, and, therefore they were used as bait plant. This genus is known as important oil and pollen sources for species of all groups of oil-collecting bees (Buchmann 1985, Gaglianone 2005; Alves-dos-Santos et al. 2007; Rocha-Filho et al. 2008; Rocha-Filho and Melo 2011; Boas et al. 2013; Rabelo et al. 2014 a,b).

During the samplings only *B. intermedia* was flowering in the ESP, and *B. pachyphylla* and *B. verbascifolia* in the SPSCN (Rabelo LS, per. obs.) and then these species were used as bait plants.

These three bait plant species present yellow flowers, with very similar morphologies that offer pollen and oil, at elaiophores, as floral rewards (Anderson 1979). The flowers present anthers with longitudinal slot opening and small and powdery pollen grains (Teixeira and Machado 2000; Benezar and Pessoni 2006).

In order to record the foraging behaviour and collect the bees, one researcher walked among the bait plants and observed the visits of the female bee in two or three flowers before its capture. We recorded the frequency of occurrence of each foraging behaviour of oil-collecting bees described at the literature (Neff and Simpson 1981; Buchmann 1985; Sigrist and Sazima 2004; Boas et al. 2013). It is known that these bees are able to collect oil using three strategies: 1) the females approach the flowers from the front and use their fore and middle legs to scratch the elaiophores, behaviour known as “four-legged” collecting arrangement; 2) the females land on the petal, walk underneath until reach the elaiophores that are scratched using the fore legs, behaviour known as “two-legged” collecting arrangement; and 3) the removal of oil from buds using the forelegs to scrap the elaiophores. When the females perform the first type of oil collection behaviour they touch their bodies at the anthers and stigmas and may act as pollinators. However, when they perform the second and third behaviours they do not touch any reproductive structure of the flower, and consequently there is no pollination.

In order to collect pollen, the females use two different strategies: 1) they hold themselves at the flowers by the jaw and vibrate their body, behaviour termed in this study as “pollen from vibration”; and 2) the female collect pollen by landing on the flower from the front and scrapping the anthers with the forelegs, behaviour termed in this study as “pollen from scrapping” (Teixeira and Machado 2000; Sigrist and Sazima 2004; Oliveira et al. 2007; Boas et al. 2013). The vibration removes the pollen grains from the anthers and they remain attached to the ventral part of the bee’s body. Posteriorly, the pollen grains are transferred to the stigma during the next flower’s visit and, therefore these species are considered pollinators. When the bees perform the second type of pollen collection behaviour they act as occasional pollinators because they do not always touch the stigma.

After the behaviour records, the females were individually wrapped in plastic bottles and sacrificed by freezing them, before adding the recent collected resources in the bait-plants to their scopae. This procedure and the pollen analyses restricted to the pollen loads of the scopae reduced the potential risk of biases in the evaluation of the importance of *Byrrsonima*

as pollen source, because all the pollen grains analyzed were obtained before the bees arrived in the bait plant.

To verify if the sampling effort was satisfactory we constructed extrapolation curves based on the samples (day of observation) using the program EstimateS 9.1.0, for each area separately (Colwell 2013). The extrapolation analysis estimates the number of bee species expected when the sampling reaches the asymptote (Colwell 2013). For both areas, the species of *Tetrapedia* were treated as a unique group, because there is not a taxonomic revision of this genus.

Based on the number of females collected we calculated the diversity of oil-collecting bees, for each area, using the Shannon-Wiener index ( $H'$ ):  $H' = -\sum (p_k \times \ln \text{ of } p_k)$ , where  $p_k$  represents the proportion of females of each bee species (Brower et al. 1997). We also calculated the uniformity of the bee species' abundance using the Pielou evenness index ( $J'$ ):  $J' = H'/H'_{\text{max}}$ .  $H'_{\text{max}}$  represents the logarithm of the total number of bee species (Brower et al. 1997). This evenness index range between 0 and 1,  $J' \rightarrow 1$  represent high similarity in the proportion of occurrence of the bee species. Both analyzes were performed for each area separately using PAST 2:13 software (Hammer et al. 2001).

The similarity between the diversities of communities studied was determined based on the relative abundance of the bee species:  $PS = \sum (\text{lowest percentage for each bee species})$  (Brower et al. 1997). This index is also known as Renkonen index and ranges from 0 (the communities present a complete different diversity) to 100% (when all species occurred in both areas in the same percentages) (Brower et al. 1997).

We used chi-square analyses in order to verify if: 1) there were differences in bee's abundance between the areas; 2) the behaviours' frequencies were associated with the study area, i.e., if the bee group changed its foraging behaviour pattern between the areas; 3) there were differences in the behaviours' frequencies inside the group. All analyses were performed considering each bee group (*Centris*, *Epicharis*, *Tapinotaspidini* and *Tetrapedia*) separately (Zar 2010).

We used contingency table to evaluate if the frequencies of the behaviours were associated with the taxonomic groups, i.e., were there behaviours performed by specific groups of oil-collecting bees? (Zar 2010).

### **2.3. Pollen analysis and body size of bees**

The pollen loads removed from the scopae were stored in Falcon tubes containing 2 mL of 70% ethanol. The specimens were deposited, as vouchers, in the Laboratory of Ecology and Behaviour of Bees - Federal University of Uberlândia. We included in the analysis only the bee species for which we obtained at least three samples in each area. Therefore, we acetolysed three or four pollen samples for each bee species (ESP= 41 samples and SPSCN= 33 samples) (Erdtman 1960). After this chemical procedure, three voucher slides were prepared for each pollen sample and were deposited in the collection of the Laboratory of Ecology and Behaviour of Bees – Federal University of Uberlândia.

The pollen grains were identified based on literature (Salgado-Labouriau 1973; Roubik and Moreno 1991), database of pollen grain images (Bastos et al. 2008) and by comparison with the specimens cataloged as reference material in the Laboratory of Plant Morphology, Microscopy and Image - Federal University of Uberlândia.

In order to quantify the pollen abundance in the pollen loads samples, we divided each slide into four quadrants. In which quadrant we counted approximately 100 pollen grains (total of 400 pollen grains/slide and 1,200 pollen grains/sample). If the quadrant contained less than 100 pollen grains, all of them were counted (total: ESP= 52.430 pollen grains and SPSCN= 42.401 pollen grains) (Vilhena et al. 2012). We excluded the pollen sources that presented relative abundance lower than 3 % in each sample, because they were considered either contaminants or only oil or nectar sources. We performed this analysis using a magnification of 200 ×.

The body size of the bees was determined from measurements of the head width (mean in centimeters  $\pm$  SD) (Bosch and Vicens 2002) measured using photographs and ImageJ 1.44 p software (Ferreira and Rasband 2010–2011). For each bee species, we measured all the individuals for which we realized the pollen analysis (n= 74 females).

### **2.4. Network analyses: robustness of the system**

Considering that the functional roles of the species vary geographically (Mello et al. 2013), we constructed two networks between oil-collecting bees and their pollen sources, one for each study area. Both networks were constructed based on an adjacency matrix in which the cells were filled with the number of pollen grains counted. The bee species were arranged in the rows and the pollen types in the columns.



We calculated the robustness of the network ( $R$ ) resulting from the simulation of the removal of some species of the community, according to the following criteria: 1) the bee species randomly; 2) the bait plant (*Byrsonima*); 3) the other pollen sources; 4) body size (from the largest bee species to the smallest one); 5) bee abundance (from the most abundant to the less abundant), and 6) taxonomic groups (*Epicharis*, *Centris* and Tapinotaspidini). *Tetrapedia* species were not included in the analysis because we did not collect any female with pollen in their scopae.

In the first scenario, we simulate a condition in which the stochastic effects can remove any bee species of community with the same probability. This scenario was considered as the benchmark for comparisons to other conditions. The second and third scenarios, we could quantify the importance of *Byrsonima* and the other pollen sources for the community structure.

The fourth and fifth scenarios were the most extremes by excluding the most robust bee groups first. In the fourth scenario we simulated the removal of species with the greatest foraging abilities first. Theoretically bees with larger body size would be able to fly at greater distances (Greenleaf et al. 2007) and therefore exploit a larger area than the smallest bees, being less susceptible to local reduction of pollen sources. In the fifth scenario we removed first the most abundant species, i.e., the dominant bees in the system. The dominant species are generally less susceptible to extinction than the rare species, in a scenario of reduction of food resources, because they garner a disproportionate share of the floral resources (Smith and Knapp 2003).

In the last scenario we evaluated the importance of each taxonomic group of oil-collecting bees. We considered that morphological and behavioural differences associated with the composition of the network could lead to different functional roles of the bee groups in the community (Hillebrand et al. 2008; Mello et al. 2013).

The robustness ( $R$ ) is an index that varies between 0 and 1. Robustness,  $R \rightarrow 0$  indicates a fragile system, i.e., the extinction of a small number of nodes can lead to a great number of co-extinctions as a consequence of the loss of all interactions. On the other hand,  $R \rightarrow 1$  represents a robust system, i.e., the removal of a large number of nodes results in a small number of co-extinctions (Dormann and Gruber 2012). We used the Bipartite-R package for second.extinction and robustness functions to calculate this index. We compared the observed values of  $R$  with the mean value obtained from 100 null models using the one

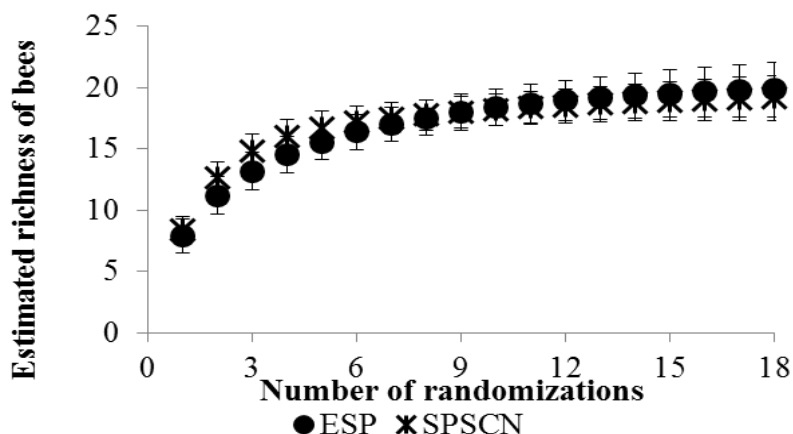
sample t-test (Zar 2010). The null models were created using the nullmodel function method=3 of the Bipartite-R package (Dormann and Gruber 2012).

### 3. RESULTS

#### 3.1. Description of the communities

We collected 376 females (ESP= 183 and SPSCN= 193) belonging to 25 clades (ESP= 18 and SPSCN= 18) (Table I). Ten (40.00%) clades occurred in both areas and the similarity between the communities was PS= 41.21%. The areas presented similar diversity index  $H'_{ESP} = 2.454$  and  $H'_{SPSCN} = 2.492$  ( $t = -0.423$ ;  $df = 375.6$ ;  $p > 0.05$ ) and evenness indexes,  $J'_{ESP} = 0.849$  and  $J'_{SPSCN} = 0.863$ , that indicated high uniformity in the abundance of bee species.

Considering both areas together, Tapinotaspidini (38.83%) was the most abundant clade, followed by *Epicharis* (37.50%), *Tetrapedia* (12.50%) and *Centris* (11.17%). The extrapolation analyses showed that we sampled 93.95% ( $19.16 \pm 1.86$  species) and 90.59% ( $19.87 \pm 2.63$  species) of the oil-collecting bees visitors of *Byrsonima* estimated for ESP and SPSCN, respectively (Figure 1).



**Figure 1** Estimated number of bee species in each study area using extrapolation curves. ESP: Ecological Station of Panga and SPSCN: State Park of Serra de Caldas Novas.

The areas differed from each other in the abundance of some taxonomic groups. Species of Tapinotaspidini were more abundant at SPSCN ( $\chi^2 = 23.041$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0.05$ ), while *Epicharis* was more abundant at ESP ( $\chi^2 = 18.447$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0.05$ ). There were no differences

in the abundance of *Tetrapedia* ( $\chi^2 = 0.191$ ;  $df=1$ ;  $p>0.05$ ) and *Centris* ( $\chi^2 = 0.857$ ;  $df=1$ ;  $p>0.05$ ) between the areas.

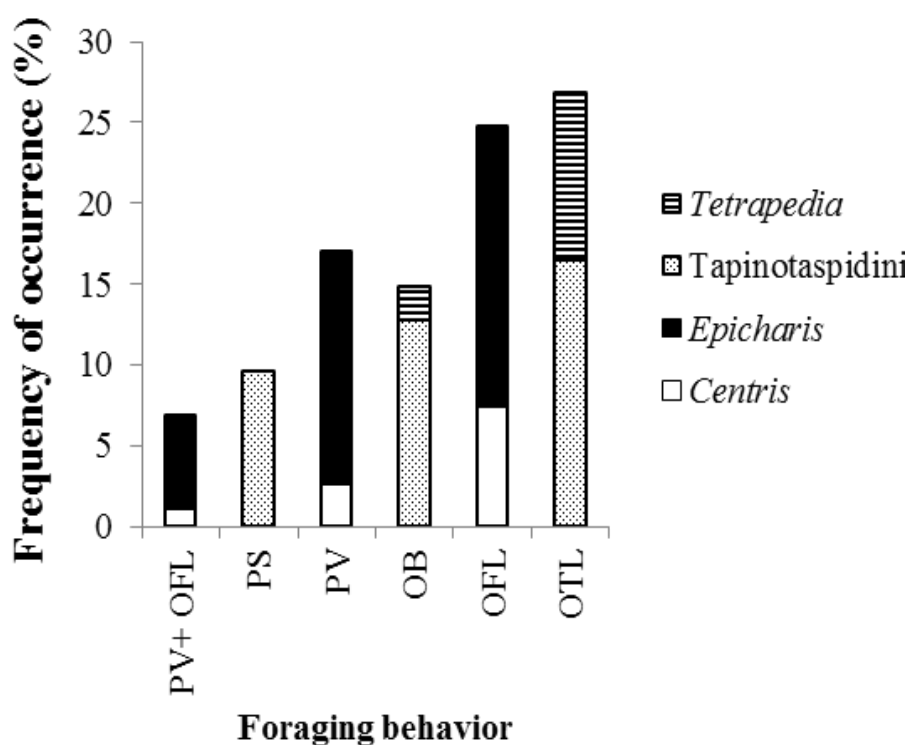
**Table I** Relative abundance (RA) and relative frequency of occurrence (RF) of oil-collecting bee species captured at *Bysronima*'s flowers in two Brazilian savannas areas: ESP: Ecological Station of Panga and SPSCN: State Park of Serra de Caldas Novas.

Bee	ESP		SPSCN		Total RA
	RF	RA	RF	RA	
<b>Centris</b>					
<i>Centris (Centris) aenea</i> Lepeletier, 1841	11.11	0.55	44.44	3.11	1.86
<i>Centris (Heterocentris) analis</i> (Fabricius, 1804)	-	-	22.22	0.52	0.27
<i>Centris (Ptilotopus) denudans</i> Lepeletier, 1841	11.11	1.09	-	-	0.53
<i>Centris (Melacentris) dorsata</i> Lepeletier, 1841	-	-	22.22	1.04	0.53
<i>Centris (Trachina) fuscata</i> Lepeletier, 1841	44.44	3.28	44.44	2.59	2.92
<i>Centris (Ptilotopus) scopipes</i> Friese, 1899	11.11	0.55	-	-	0.27
<i>Centris (Centris) spilopoda</i> Moure, 1969	22.22	2.19	66.67	5.18	3.71
<i>Centris (Centris) varia</i> Erichson, 1849	33.33	2.19	-	-	1.06
<b>Epicharis</b>					
<i>Epicharis (Triepicharis) analis</i> Lepeletier, 1841	77.78	21.31	33.33	2.07	11.41
<i>Epicharis (Epicharis) bicolor</i> Smith, 1854	22.22	1.09	33.33	3.63	2.39
<i>Epicharis (Epicharitides) cockerelli</i> Friese, 1900	88.89	9.29	77.78	6.74	7.96
<i>Epicharis (Epicharana) flava</i> Friese, 1900	-	-	44.44	2.59	1.33
<i>Epicharis (Epicharitides) iheringi</i> Friese, 1899	33.33	4.92	77.78	8.29	6.63
<i>Epicharis (Epicharitides) minima</i> (Friese, 1904)	22.22	1.09	-	-	0.53
<i>Epicharis (Epicharoides) xanthogastra</i> Moure & Seabra, 1959	11.11	0.55	-	-	0.27
<i>Epicharis (Epicharoides) sp.</i>	33.33	9.29	-	-	4.51
<i>Epicharis (Hoplepicharis) fasciata</i> Lepeletier & Serville, 1828	55.56	4.92	-	-	2.39
<b>TAPINOTASPIDINI</b>					
<i>Paratetrapedia connexa</i> (Vachal, 1909)	66.67	7.10	44.44	0.52	3.71
<i>Paratetrapedia lugubris</i> (Cresson, 1878)	-	-	33.33	2.59	1.33
<i>Paratetrapedia punctata</i> Aguiar & Melo, 2011	-	-	44.44	5.70	2.92
<i>Tropidopedia flavolineata</i> Aguiar & Melo, 2007	66.67	6.56	44.44	9.33	7.96
<i>Tropidopedia nigrocarinata</i> Aguiar & Melo, 2007	100	10.38	44.44	2.59	6.37
<i>Tropidopedia punctifrons</i> (Smith, 1879)	-	-	55.56	6.74	3.45
<i>Xanthopedia larocai</i> Moure, 1995	-	-	55.56	25.39	13.00
<b>TETRAPEDIINI</b>					
<i>Tetrapedia spp</i>	77.78	13.66	66.67	11.40	12.47
Total of bees	-	183	-	193	376
Richness		18		18	
Diversity index (H')		2.454		2.492	
Evenness index (J')		0.849		0.863	

### 3.2. The use of *Byrsonima* as oil and pollen sources based on behaviour observations

Most of the bees, 66.48%, collected only oil from *Byrsonima* species, 26.59% collected exclusively pollen and only 6.91% exploited both sources simultaneously. All the bee groups used *Byrsonima* as pollen and oil source, except for *Tetrapedia* that collected only oil.

We verified that the foraging behaviours were associated with the taxonomic groups ( $\chi^2 = 437,674$ ;  $df=15$ ;  $p<0.05$ ). *Centris* collected mainly oil using the four-legged strategy ( $n=42$ ;  $\chi^2 = 22.286$ ;  $df=2$ ;  $p<0.05$ ), as well as *Epicharis* ( $n=141$ ;  $\chi^2 = 21.234$ ;  $df=2$ ;  $p<0.05$ ). Tapinotaspidini collected mainly oil using the two-legged strategy ( $n=146$ ;  $\chi^2 = 7.122$ ;  $df=2$ ;  $p<0.05$ ), as well as *Tetrapedia* ( $n=47$ ;  $\chi^2 = 20.447$ ;  $df=2$ ;  $p<0.05$ ) (Figure 2).



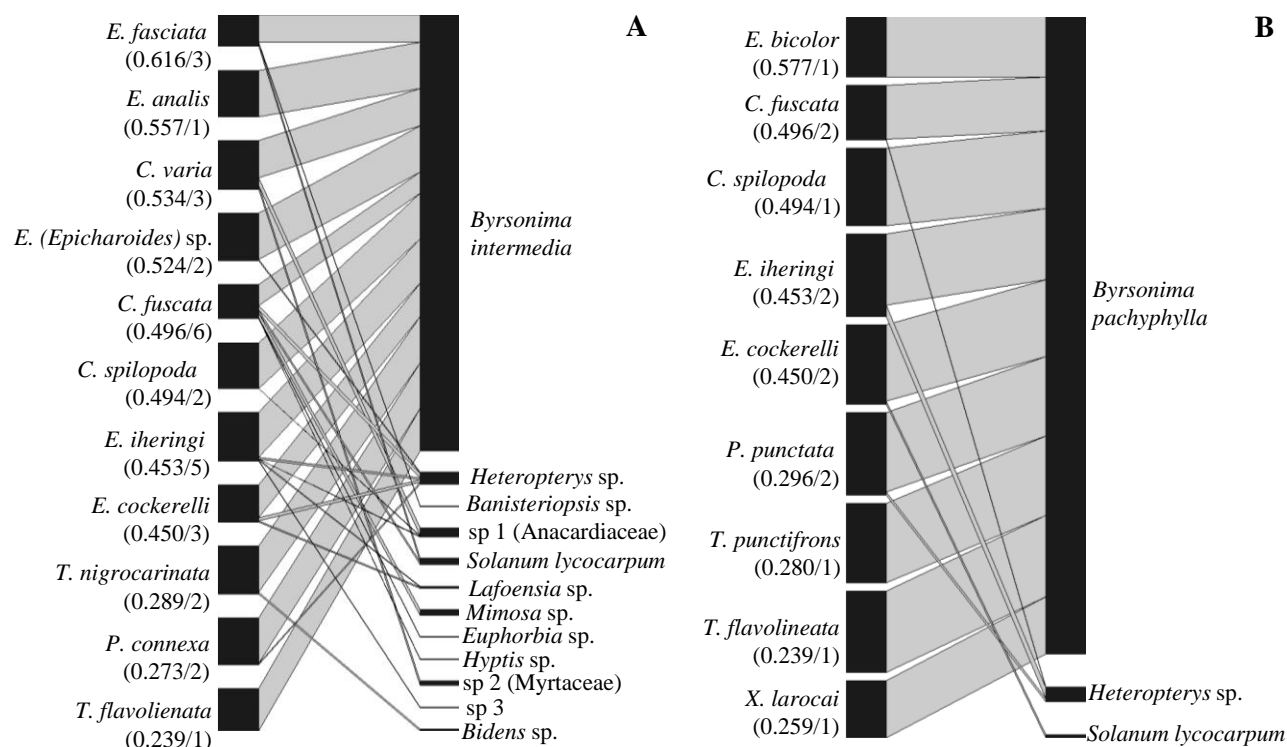
**Figure 2** Frequency of occurrence of the foraging behaviours according to the groups of species: *Centris*, *Epicharis*, Tapinotaspidini and *Tetrapedia*. PV: Pollen from vibration; PS: Pollen from strapping; OB: Oil collection from buds; OFL: Oil collection using four-legged strategy; OTL: Oil collection using two-legged strategy

There was no difference between the areas in the frequency of the foraging behaviours for any group of bees (*Centris*:  $\chi^2 = 0.730$ ;  $df=2$ ;  $p>0.05$ , *Epicharis*:  $\chi^2 = 4.910$ ;  $df=2$ ;  $p>0.05$ , Tapinotaspidini:  $\chi^2 = 6.110$ ;  $df=2$ ;  $p>0.05$  and *Tetrapedia*:  $\chi^2 = 2.077$ ;  $df=1$ ;  $p>0.05$ ). For *Tetrapedia* it was analyzed only the collection of oil using the two-legged

strategy, because the oil collection from buds presented very low frequency of occurrence (ESP= 1 and SPSCN= 7). Chi-square analysis is not recommended for low frequency data (expected frequency < 5). These results indicated that the foraging behaviour was not influenced by the area and therefore the further analyzes were performed considering both study areas together.

### 3.3. Pollen analyses and interaction network: robustness of the system

We constructed two interaction networks, one for each study area in order to represent the interactions occurred in two different communities (Figure 3). These networks comprised oil-collecting bees belonging to *Centris*, *Epicharis* and Tapinotaspidini and their pollen sources.



**Figure 3** Interaction network between oil-collecting bees (on the left) and their pollen sources (on the right) in two Brazilian savannas: A- Ecological Station of Panga and B- State Park of Serra de Caldas Novas. The values between parentheses represent the width of the head in centimeters  $\pm$  standard deviation of the bee species/the number of pollen sources identified. The width of the rectangles and lines are proportional to the number of pollen grains counted for each bee species.

The interaction network from ESP was composed by 11 bee species (61.11% of the richness recorded by behaviour observation) and 12 pollen sources, while the network from SPSCN was composed by nine bee species (45.00% of the richness recorded by behaviour observation) and only three pollen sources. It was not possible to include all bee species recorded in the behavioural observations because some species presented less than three pollen samples in each study area, the exclusion criterion established in this study. In relation to the pollen sources recorded, they belonged to nine plant families, Anacardiaceae (n= 1), Asteraceae (n= 1), Euphorbiaceae (n=1), Fabaceae (n= 1), Lamiaceae (n=1), Lytraceae (n=1), Malpighiaceae (n= 3), Myrtaceae (n=1) and Solanaceae (n=1) (Fig. 3). We were not able to determine the plant family of one pollen source.

We calculated the robustness of the system based on the exclusion of bee species randomly and verified that both network were very resilient (ESP: R= 0.649 and SPSCN: R=0.716) (Table II). However, when *Byrsonima* was excluded we observed a reduction of the robustness of both networks (Table III).

**Table II** Analysis of the robustness of networks of interactions between oil-collecting bees and their pollen sources according to different exclusion criteria in two areas of Brazilian savannas: ESP: Ecological Station of Panga and SPSCN: State Park of Serra de Caldas Novas.

Network Parameters						
Study areas	Bees Randomly	Body size	Bees abundance	<i>Epicharis</i>	<i>Centris</i>	Tapinotaspidini
ESP	<b>0.649*</b>	<b>0.517*</b> (↓20.34%)	<b>0.739*</b> (↑13.87%)	<b>0.552*</b> (↓14.95%)	<b>0.593*</b> (↓8.63%)	<b>0.676*</b> (↑4.16%)
SPSCN	<b>0.716*</b>	<b>0.643*</b> (↓10.20%)	<b>0.787*</b> (↑9.92%)	<b>0.811*</b> (↑13.27%)	<b>0.667*</b> (↓6.84%)	<b>0.692*</b> (↓3.35%)

\* Robustness indexes were statistically different from random values based on the analyses of null models and one sample t-test ( $p < 0.001$ ). ↑: Increase of the robustness of the system and ↓: reduction of the robustness of the system.

**Table III** Analysis of the robustness of networks of interactions between oil-collecting bees and their pollen sources based on the removal of plants in two areas of Brazilian savannas: ESP: Ecological Station of Panga (reference value of Robustness based on random removal of the bees: 0.649) and SPSCN: State Park of Serra de Caldas Novas (reference value of Robustness based on random removal of the bees: 0.716).

Pollen sources	Study areas	
	ESP	SPSCN
ANACARDIACEAE		
sp1	R= 0.617* (↓4.93%)	-
ASTERACEAE		
<i>Bidens</i> sp.	R= 0.652* (↑0.46%)	-
EUPHORBIACEAE		
<i>Euphorbia</i> sp.	R= 0.653* (↑0.62%)	-
FABACEAE		
<i>Mimosa</i> sp.	R= 0.641* (↓1.23%)	-
LAMIACEAE		
<i>Hyptis</i> sp.	R= 0.645* (↓0.62%)	-
LYTHRACEAE		
<i>Lafoensia</i> sp.	R= 0.652* (↑0.46%)	-
MALPIGHIACEAE		
<i>Banisteriopsis</i> sp.	R= 0.636* (↓2.00%)	-
<i>Heteropterys</i> sp.	R= 0.649* (equal to reference value)	R= 0.477* (↓33.37%)
<b><i>Byrsonima</i> spp.</b>	<b>R= 0.582* (↓10.32%)</b>	<b>R= 0.517* (↓27.79%)</b>
MYRTACEAE		
sp2	R= 0.670* (↑3.24%)	-
SOLANACEAE		
<i>Solanum lycocarpum</i>	R= 0.636* (↓2.00%)	R= 0.771* (↑7.68%)
sp3	R= 0.626* (↓3.54%)	-

\* Robustness indexes were statistically different from random values based on the analyses of null models and one sample t-test ( $p < 0.001$ ). ↑: Increase of the robustness of the system and ↓: reduction of the robustness of the system.

The taxonomic groups presented different response patterns. The exclusion of *Centris* promoted reduction of the robustness of the community in both networks, while the removal of *Epicharis* and Tapinotaspini resulted in different patterns between the study areas (Table II). At the network from ESP, *Epicharis* presented the highest number of bee

species and their removal resulted in a reduction of the robustness of the community (Table II). On the other hand, at SPSCN the extinction of *Epicharis* promoted an increase of the robustness. Considering the Tapinotaspidini group, at SPSCN where they were the most representative group in number of bee species, their removal caused a reduction of the robustness, while at ESP promoted an increase of the robustness (Table II). These results suggest that taxonomic groups differed in their contribution for the maintenance of structure of the interaction network, and the richness of the groups influenced the response of their removal from foraging patterns.

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Description of the communities and the use of *Byrsonima* as source

We sampled a great diversity of oil-collecting bees using only three bait plants belonged to *Byrsonima* (Malpighiaceae) in concentrated samplings on three days during different seasons. Based on surveys performed in Cerrado areas, we collected a similar richness of oil-collecting bees comparing to annual studies of Apoidea community (Andena et al. 2005; 2012). This result indicates that temporally concentrated samplings, using *Byrsonima* as bait plant, is an efficient technique for surveys of these bees.

Oil was the main floral reward exploited by the oil-collecting bees on *Byrsonima* species based on behavioural observations. The bee groups used three strategies to collect this resource: 1-“two-legged”, used by Tapinotaspidini and *Tetrapedia*; 2 “four-legged”, used by *Centris* and *Epicharis*; e 3- collecting arrangements and oil collection from buds, used by Tapinotaspidini and *Tetrapedia*. The oil collection strategies are associated with the morphological adaptations to oil harvest. These adaptations are located at the forelegs and midlegs of *Centris* and *Epicharis*, while for Tapinotaspidini and *Tetrapedia* they are restricted to the forelegs or sternum (Tapinotaspidini: *Tapinotaspoides*) (Neff and Simpson 1981, Alves-dos-Santos et al. 2007).

The differences at the oil collection behaviour influence the role of each oil-collecting bee group at the pollination of *Byrsonima* species during the foraging for this resource. Species of *Centris* and *Epicharis* are considered the main pollinators of *Byrsonima* species (Teixeira and Machado 2000; Sigrist and Sazima 2004; Oliveira et al. 2007; Boas et al. 2013; Sazan et al. 2014). On the other hand, Tapinotaspidini and *Tetrapedia* species may



be considered oil thieves when perform the two-legged behaviour or the oil collection from buds, because they do not contribute for the pollination of *Byrsonima* and other Malpighiaceae species, as *Malpighia emarginata* D.C. (Vilhena and Augusto 2007; Sigrist and Sazima 2004).

*Byrsonima* species were also used as pollen sources. The bee species collected pollen using vibration (*Centris* and *Epicharis*) and by scrapping the anthers using the forelegs (Tapinotaspidini). Although the vibration behaviour is usually associated with flowers with poricidal anthers it can be used to exploit other types of sources, such those from *Byrsonima* (Buchmann 1978, 1985). The use of vibration allows the collection of a larger amount of pollen grains per unit time of handling compared to other behaviours (Buchmann 1985) and may represent a more economical mechanism of pollen collection.

The performance of this behaviour is associated with the body size of the bees, because they are able to vibrate at different frequencies and some species are not able to vibrate, such as some small bees (Buchmann 1978; Michener 2007, Burkart et al. 2011). It is likely that some behavioral differences among the oil-collecting bee groups are related to their body sizes, i.e., the larger bees (*Centris* and *Epicharis*) used the sonication to collect pollen and the smallest species (Tapinotaspidini) used their forelegs to scrap the anthers, as observed at floral biology studies of *Byrsonima* (Teixeira and Machado 2000; Sigrist and Sazima 2004).

Considering the difference in the efficiency of pollen gathering between the two strategies, this mechanism could reduce the competition for exploitation among sympatric species. Besides, as for oil gathering, the use of different pollen collection strategies probably influenced the role of each group in the pollination of *Byrsonima*, since only the bees that performed vibration, i.e., *Centris* and *Epicharis*, were considered efficient pollinators (Teixeira and Machado 2000; Sigrist and Sazima 2004).

The importance of *Byrsonima* species as pollen sources was also verified in the pollen analysis. Although all the pollen grains analyzed were obtained before the bees arrived in the bait plant, *Byrsonima* was the most abundant pollen type in the samples. Using *M. emarginata* bait plant and analysis of pollen loads of oil-collecting bees, it was verified that for 60% of the bee species (n= 15), pollen of *Byrsonima* was one of the most abundant (Rabelo et al. 2014). The high abundance of this pollen type was also recorded at pollen analyses of larval provision samples from some species of *Centris* (Dórea et al. 2010 a,b; Ribeiro et al. 2008; Rabelo et al. 2012). Moreover, other Malpighiaceae species are also

important pollen sources for species of oil-collecting bees that belong to the genera *Centris*, *Epicharis* and *Monoeca* (Tapinotaspidini), such as *Heteropterys*, *Malpighia* and *Niedenzuella* (Dórea et al. 2010 a,b; Rocha-Filho and Melo 2011; Rabelo et al. 2014).

The concentration of foraging for pollen in *Byrsonima* observed using different bait plants and through larval food analyses can be associated with the floral constancy. In general, the females present high degree of floral constancy when foraging for pollen (Thorp 1979; Chittka et al. 1999). From the standpoint of plants, this behaviour contributes to the pollination efficiency, while from the viewpoint of bees it represents a mechanism to save energy in trying to locate a new pollen source (Thorp 1979; Chittka et al. 1999).

We could not obtain pollen loads samples from *Tetrapedia* species capture at *Byrsonima* species. Based on behaviour observations, *Byrsonima* is used as oil and pollen sources by *Tetrapedia* species, however its use as pollen sources is infrequent (Oliveira et al. 2007; Boas et al. 2013; Menezes et al. 2012; Campos 2014). The analyses of larval provision of *Tetrapedia* showed that these bees profusely use large pollen grains (Menezes et al. 2012; Campos 2014). If this is a pattern for *Tetrapedia* species, the low abundance of pollen from Malpighiaceae could be related to the preference of use of pollen sources according to the grain size. Most of Malpighiaceae genera present small and medium pollen grains (Salgado-Labouriau 1973; Bastos et al. 2008; Rabelo et al. 2014). Specifically, *Byrsonima* species present small pollen grains (Teixeira and Machado 2000; Benezar and Pessoni 2006; Bezerra et al. 2009; Mendes et al. 2011; Sazan et al. 2014) which could make it a less attractive pollen source for *Tetrapedia*.

#### **4.2. Network analysis: robustness of the systems**

We also evaluated the robustness of the community to species lost. We simulated the cascade effect of the extinction of bee species and verified that body size of bees, abundance of the species and taxonomic groups are factors that influence this community's parameter in different intensities. Other studies of interaction networks have shown that the robustness of the system can be affected by generalization of the species (= number of links) (Memmott et al. 2004), connectance of the network (Dunne et al. 2002), habitat loss (Evans et al. 2013), the pollination efficiency (Benevides et al. 2013) and another type of the flower (Rabelo et al. 2014).

The interactions among bees and plants are threatened by the intensification of agriculture and inadequate agricultural practices, increase of fragmentation, presence of

invasive species and climate change (Kremen et al. 2002, Waser and Ollerton 2006). Changes resulting from these factors can cause non-randomly extinction of species in communities. In this context we simulated the exclusion of the components of the community to verify the theoretical impact of these removals.

First, we verified that the removal of *Byrsonima* caused the reduction of the robustness in both communities. In general, the influence of the bait-plant at the robustness was greater than the other pollen sources, except for *Heteropterys* at SPSCN. The results confirm that *Byrsonima* species are important for the maintenance of the community structure, considering that these plants are used as pollen and/or oil sources for the oil-collecting bees in other ecosystems (Teixeira and Machado 2000; Benezar and Pessoni 2006; Costa et al. 2006; Ribeiro et al. 2008; Mendes et al. 2011; Sazan et al. 2014).

Additionally, *Heteropterys* also presented an important role at the community's robustness only at the area with the lowest richness of pollen sources. Studies of food niche of oil-collecting bees, analyzing pollen loads and larval provisions, have shown that most of these bees depend upon pollen from Malpighiaceae species to maintain their life cycle (Dórea et al. 2010 a,b; Rocha-Filho and Melo 2011; Rabelo et al. 2012, 2014). Besides, the importance of each group of Malpighiaceae as pollen source varies geographically and according to the bee species. Therefore, we could expect a high contribution of Malpighiaceae species, such observed for *Byrsonima* and *Heteropterys* in this study, for the maintenance of the system stability.

We also removed the bees from the large to the small species which caused a reduction of the robustness of the system. As we predicted larger bees would be more responsible for the maintenance of the robustness of the system, probably because of their greater capacity of flying and exploitation of a larger area than the smallest species (Greenleaf et al. 2007). Besides, body size influences the exploitation of the floral sources promoting differences in the food niche of the bee species. For example, small species probably do not have the body mass to perform vibration and therefore do not exploit plants with poricidal anthers profusely (Buchmann 1978, Michener 2007), which could explain why the only poricidal source (*Solanum lycocarpum*) was associated with the larger species belonged to *Centris* and *Epicharis*. Thus, this result indicates that although all the bees studied are adapted to collect oil, the difference in their body sizes is an important component for community structure, i.e., they probably have different functional roles regarding the pollination services.

On the other hand, the removal of the most abundant bee species first in the system promoted increase of the robustness of the system. We would expect that the most abundant species would exploit a larger number of floral resources, because the probability of encountering a resource probably increases with the number of individuals (Smith and Knapp 2003). However, we observed that the less abundant species used more pollen sources than the most abundant and, consequently, their removal from the system promoted an increase in the number of connections in the network. The literature proposes that the diversity of plants in the network declines most rapidly when we remove the most-linked pollinators first (i.e. species with more partners), making the system less resilient (Memmott et al. 2004).

In the last scenario we removed each taxonomic group of oil-collecting bees separately. The removal of the bee groups resulted in different impacts on the communities. These impacts may be related to morphological and behavioural differences that influence the foraging capacity of the species (Buchmann 1978, Martins and Melo 2016). Besides, the impact of the removal of the bee groups differed between the study areas, as observed for the exclusion of *Epicharis*, in ESP, and Tapinotaspidini, in SPSCN. Considering that *Epicharis* was the richest group in ESP and Tapinotaspidini in SPSCN, the variation in the response of the removal of the same bee group between the areas is probably associated with the community composition, i.e., where the group present more species its exclusion promotes a reduction on the robustness of the system.

## 5. CONCLUSIONS

The differences of the influence of the bee groups in the community robustness associated with their foraging behaviours and morphological adaptations indicate that the species studied present different contribution to the maintenance of the structure of the interactions. Besides, our results indicated that the *Byrsonima* species could be considered as key-species due to their important role in the determination of the robustness of the community.

## ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to Dr. Paulo Eugenio Oliveira for the conditions offered by the laboratory and access to reference plant slide collections of the study areas; to Dr. Ivan

Schiavini for the identification of the bait plants; to the officers and employees of the State Park of Serra de Caldas for the collection conditions; to the project Biodiversity Patterns and Ecological Processes in the Cerrado Ecosystems in the region of the Triângulo Mineiro and Southeast of Goiás (sub-basin of the Paranaíba River); to Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) for funding this study. S.C. Augusto received research fellowships from CNPq (307222/2012-8), and L. S. Rabelo received a grant from CAPES.

## REFERENCES

- Aguiar, A. J. C., Melo, G. A. R. (2009) Notes on oil sources for the bee genus *Caenonomada* (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). Rev. Bras. Entomol. 53, 154-156
- Alves-Dos-Santos, I., Machado, I. C., Gaglianone, M. C. (2007) História natural das abelhas coletoras de óleo. Oecol. Bras. 11, 544-557
- Andena, S. R., Bego, L. R., Mechi, M. R. (2005) A Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de cerrado (Corumbataí, SP) e suas visitas às flores. Rev. bras. Zoociências. 7, 47-54
- Andena, S. R., Santos, E. F., Noll, F. B. (2012) Taxonomic diversity, niche width and similarity in the use of plant resources by bees (Hymenoptera: Anthophila) in a cerrado area. J Nat Hist. 46, 1663–1687
- Anderson, W. R. (1979) Floral Conservatism in Neotropical Malpighiaceae. Biotropica. 11, 219-223.
- Bastos, E. M. A. F., Thiago, P. S. S., Santana, R. M., Travassos, A. (2008) Banco de imagens de grãos de pólen: mais de 130 espécies de plantas apícolas. (CD-ROM).
- Batalha, M. A., Matovani, W. (2000) Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. Rev. Brasil. Biol. 60, 129-145
- 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, 295-305
- Benezar, R. M. C., Pessoni, L. A. (2006) Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. Acta Amaz. 36, 159 – 168

- Bezerra, E. L. S., Machado, I. C., Mello, M. A. R. (2009) Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *J Anim Ecol.* 78, 1096-1101
- Blondel, J. (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos.* 100, 223–231
- Boas, J. C. V., Fava, W. S., Larocac, S., Sigrist, M. R. (2013) Two sympatric *Byrsonima species* (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns. *Flora.* 208, 360– 369
- Bosch, J., Vicens, N. (2002) Body size as an estimator of production costs in a solitary bee. *Ecol. Entomol.* 27, 129-137
- Brower, J. E., Zar, J. H., von Ende, C. N. (1997) Field laboratory methods for general ecology. 4<sup>a</sup> ed. EUA: Wm. C. Brown Publishers.
- Buchmann, S. L. (1985) Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. *J Kansas Entomol Soc.* 58, 517-525
- Buchmann, S. L. (1978) A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *J. theor. biol.* 72, 639-657
- Burkart, A., Lunau, K., Schlindwein, C. (2011) Comparative bioacoustical studies on flight and buzzing of neotropical bees. *J Pollinat Ecol.* 6, 118-124
- Campos, E. S., Biologia da nidificação de *Tetrapedia curvitaris* Friese (Apidae, Tetrapediini): fenologia, estrutura dos ninhos e nicho alimentar. 2014. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais) - Universidade Federal de Uberlândia
- Chittka, L., Thomson, J.D., Waser, N. M. (1999) Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86, 361-377
- Colwell, R. K. (2013) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 9. URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>
- Danforth, B. N., Cardinal, S., Praz, C., Almeida, A. B., Michez, D. (2012) The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annu. Rev. Entomol.* 58, 57-78
- Dórea, M. C., Aguiar, C. M. L., Figueroa, L. E. R., Lima, L. C., Santos, F. A. R. (2010a) Residual pollen in nests of *Centris analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in an area of Caatinga vegetation from Brazil. *Oecol. Aust.* 14, 232-237
- Dórea, M. C., Aguiar, C. M. L., Figueroa, L. E. R., Lima, L. C. L. E., Santos, F. A. R. (2010b) Pollen residues in nests of *Centris tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in a tropical semiarid area in NE Brazil. *Apidologie.* 41, 557–567

- Dormann, C. F., Gruber, B. (2012) Package “bipartite”: Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., Martinez, N. D. (2002) Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *PNAS*. 99, 2917–12922
- Erdtman, G. (1960) The acetolized method. A revised description, *Svensk Bot. Tidskr.* 54, 561-564
- Evans, D. M., Pocock, M. J. O., Memmott, J. (2013) The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. *Ecol. Lett.* 16, 844–852
- Ferreira, T., Rasband, W. (2010-2011) The ImageJ User Guide IJ 1.45m. Disponível em <http://imagej.nih.gov/ij/docs/user-guide.pdf> (acessado em 15 de janeiro 2015)
- 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. *Stud Neotrop Fauna E.* 40, 1-10
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*. 153, 589-596
- Hammer, Ø, Haper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron.* 4, 9pp
- Hillebrand, H., Bennett, D. M., Cadotte, M. W. (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*. 89, 1510-1520
- Imperatriz-Fonseca, V. L., Alves-dos-Santos, I., Santos-Filho, P. S., Engels, W., Ramalho, M., Wilms, W., Aguilar, J. B. V., Pinheiro-Machado, C. A., Alves, D. A., Kleinert, A. M. P. (2011) Checklist das abelhas e plantas melitófilas no Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotrop.* 11, 1–25
- Kremen, C., Williams, N. M., Thorp, R. W. (2002) Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Ecology*. 99, 16812-16816
- Martins, A. C., Melo, G. A. R. (2016). The New World oil-collecting bees *Centris* and *Epicharis* (Hymenoptera, Apidae): molecular phylogeny and biogeographic history. *Zool Scr.* 45, 22–33
- Martins, A. C., Melo, G. A., Renner, S. S. (2015). Gain and loss of specialization in two oil-bee lineages, *Centris* and *Epicharis* (Apidae). *Evolution*. 69, 1835-1844
- Mello, M. AR., Bezerra, E. L. S., Machado, I. C. (2013.) Functional roles of Centridini oil bees and Malpighiaceae oil flowers in biome-wide pollination networks. *Biotropica*. 45, 45-53

- Memmott, J., Waser, N. M., Price, M. V. (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. Biol. Sci.* 271: 2605–2611
- Mendes, F. N., Rêgo, M. M. C., Albuquerque, P. M. C. (2011.) Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota Neotrop.* 11, 103-115
- Menezes, G. B., Gonçalves-Esteves, V., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C., Gaglianone, M. C. (2012) Nesting and use of pollen resources by *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae) in Atlantic Forest areas (Rio de Janeiro, Brazil) in different stages of regeneration. *Rev Bras Entomol.* 56, 86–94
- Michener, C.D. (2007). The bees of the world 2<sup>a</sup> ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Mickeliunas, L., Pansarin, E. R., Sazima, M. (2006) Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Revista Brasil. Bot.* 29, 251-258
- Neff, J. L., Simpson, B. B. (1981) Oil-Collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *J. Kans. Entomol. Soc.* 54, 95-123
- Rabelo, L. S., Vilhena, A. M. G. F., Bastos, E. M. A., Augusto, S. C. (2012). Larval food sources of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Apidae), an oil-collecting bee. *J. Nat. Hist.* 46, 1129-1140.
- Rabelo, L. S., Vilhena, A. M. G. F., Bastos, E. M. A. F., Aguiar, C. M. L., Augusto, S. C. (2014a) Oil-collecting bee–flower interaction network: do bee size and anther type influence the use of pollen sources? *Apidologie*. DOI: 10.1007/s13592-014-0336-8.
- Rabelo, L. S., Vilhena, A. M. G. F., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C. (2014b) Differentiated use of pollen sources by two sympatric species of oil-collecting bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Nat. Hist.* 48, 1595-1609
- Renner, S. S., Schaefer, H. (2010) The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365, 423–435
- Ribeiro, E. K. M. D., Rêgo, M. M. C., Machado, I. C. S. (2008). Cargas polínicas de abelhas polinizadoras de *Byrsonima chrysophylla* Kunth. (Malpighiaceae): fidelidade e fontes alternativas de recursos florais. *Acta bot. bras.* 22, 165-171



- 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). *Trop Zool* . 21, 227-242
- Rocha-Filho, L. C. , Melo, G. A. R. (2011) Nesting biology and behavioural ecology of the solitary bee *Monoeca haemorrhoidalis* (Smith) and its cleptoparasite *Protosiris gigas* Melo (Hymenoptera: Apidae: Tapinotaspidini; Osirini). *J. Nat. Hist.* 45, 2815-2840
- Rosa, R., Lima, S. C., Assunção, W. L. (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia. *Sociedade e Natureza*. 5, 98-101
- Roubik, D.W., Moreno, J. E. (1991). The pollen and spores of Barro Colorado Island. St Louis (Missouri): Missouri Botanical Garden.
- Salgado-Labouriau, M. L. (1973) Contribuição à palinologia dos Cerrados. Rio de Janeiro (Brazil): Academia Brasileira de Ciências.
- 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. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 86, 347-357
- Schiavini, I., Araújo, G. M. (1989) Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). *Soc. Nat. (Online)*. 1, 61-66
- Sigrist, M. R. A., Sazima, M. (2004) Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical Malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding system. *Ann Bot.* 94: 33-41
- Silva, C. I., Araújo, G., Oliveira, P. E. A. M. (2012) Distribuição vertical dos sistemas de polinização biótico em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 26, 748-760
- Silveira, F. A., Melo, G. A., Almeida, E. A. (2002). Abelhas brasileiras. Sistemática e Identificação. Fundação Araucária, Belo Horizonte. 253 pp.
- Smith, M. D., Knapp, A. K. (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. 6, 509–517
- Teixeira, L. A. G., Machado, I. C. (2000). Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae), *Acta Bot. Bras.* 15: 1-12
- Thorp, R. W. (1979) Structural, behavioural, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Ann MO Bot Gard.* 66, 788–812
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J. (2010) Conservation of species interaction networks. *Biol Cons.* 143, 2270-2279

- Vilhena, A. M. G. F., Augusto, S. C. (2007) Polinizadores da aceroleira *Malpighia emarginata* DC (Malpighiaceae) em área de cerrado no Triângulo Mineiro. Biosc. J. 23, 14-23
- Vilhena, A. M. G. F., Rabelo, L. S., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C. (2012) Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. Apidologie. 43, 51-62
- Vogel, S., Machado, I. C. (1991) Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. Plant Systematics and Evolution. 178, 153–178
- Waser, N. M., Ollerton, J. (2006) Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. The University of Chicago Press. 488p
- Zar, J. H. (2010) Biostatistical analysis. 5<sup>a</sup> ed. New Jersey: Imprensa Upper Saddle River, Prentice Hall. 946p

## CAPÍTULO 2

**Food niche of *Exomalopsis (Exomalopsis) fulvofasciata* Smith (Hymenoptera: Apidae) in**

**Brazilian savanna: the importance of oil-producing plant species as pollen sources**

## Food niche of *Exomalopsis (Exomalopsis) fulvofasciata* Smith (Hymenoptera: Apidae) in Brazilian savanna: the importance of oil-producing plant species as pollen sources

Laíce Souza Rabelo<sup>a</sup>, Esther Margarida Alves Ferreira Bastos<sup>b</sup>, Solange Cristina Augusto<sup>a\*</sup>

<sup>a</sup> Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais, Brazil;

<sup>b</sup> Diretoria de Pesquisa e Desenvolvimento, Laboratório de Recursos Vegetais e Opoterápicos, Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

Running title: Pollen sources of *Exomalopsis fulvofasciata*

**Abstract** - *Exomalopsis* are ground-nesting bee species, and their food-niche breadth is little known due the difficulty in locating the nests or finding efficient bait plants to attract these bees. Some species of *Exomalopsis* were recorded as tomato, hot pepper and eggplant pollinators. Information about the food-niche could be useful for the increment of *Exomalopsis*' population providing consistent and comparable data to the enrichment of natural and crop areas with adequate plants sources. This study aimed to determine the food niche and the role of pollen morphology in the diet of *E. fulvofasciata*. We analyzed pollen loads of 28 individuals of *E. fulvofasciata* collected from bait plants, in two natural areas of the Brazilian savanna. Only five pollen types belonging to the families Malpighiaceae, Solanaceae, Fabaceae, Myrtaceae and Lythraceae were quantitatively important for this species. This result indicates that *E. fulvofasciata* is probably a polylectic species. However, we noticed that the *Byrsonima* used as bait plants contribute significantly for its larval provision and, consequently, to the use of small grains.

**Keywords**- solitary bees; pollen analyses; anther type; pollen size

## Introduction

*Exomalopsis* is the only genus of Exomalopsini in Brazil (Silveira et al. 2002). Some species of this tribe were reclassified as Teratognathini and Tapinotaspidini (one of the groups specializing in oil collection) (Michener and Moure 1957; Silveira et al. 2002; Alves-dos-

Santos et al. 2007). *Exomalopsis* species build nests in the ground and some species cooperatively provide for each other's cells, therefore are considered communal (Rozen 2011).

*Exomalopsis (Exomalopsis) fulvofasciata* Smith, 1879 is a species of medium-large bee ( $\geq 1.2$  cm in length), according to the classification proposed by Frankie et al. (1983). This species was recorded in Argentina, Brazil and Paraguay (Silveira et al. 2012). The females build their nests in aggregations in open areas with sandy soil (Aranda and Graciolli 2013).

There are records of females foraging on flowers of Araliaceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Bixaceae, Fabaceae, Malpighiaceae, Nyctaginaceae, Sapindaceae, Solanaceae and Sterculiaceae (Gottsberger and Silberbauer-Gottsberger 1988; Guimarães et al. 2008; Imperatriz-Fonseca et al. 2011). Despite these records, most studies do not provide information about the period of activity and floral resources collected by *E. fulvofasciata*, especially its pollen sources.

In general, bee females present high degree of floral constancy when foraging for pollen. This behaviour contributes to the pollination efficiency and represents a mechanism used by bees to save energy in trying to find new pollen sources (Thorp 1979; Chittka et al. 1999).

The identification of the food sources used by bees can be performed directly through observation of their visits to flowers or indirectly by pollen analyses (Cane and Sipes 2006). The pollen analysis has been used for determining both the food-niche breadth presented by bee species and the influence of the flower characteristics (e.g. type of anthers) and pollen grains (e.g. grain size) on the use of pollen sources, such as verified for oil-collecting bees ("Centridini" and Tetrapediini) (Dórea et al. 2010a,b; Menezes et al. 2012; Rabelo et al. 2012; 2014a,b,).

Information on the niche breadth allows the classification of the species into specialization categories. Bees are monolectic when they collect pollen only from a single source. They are oligolectic when collecting from a few sources belonging to a few families – one to three. Bees collecting pollen from sources belonging to four or more families are polylectic (Cane and Sipes 2006). Although the use of this classification is controversial, it can be associated with other characteristics to elucidate the importance of each pollen sources.

The study of *E. fulvofasciata* food-niche can provide data to crop pollination management. Species of *Exomalopsis* were recorded as pollinators of tomato (*Lycopersicon*

*esculentum*) (Santos et al. 2014), hot pepper (*Capsicum annuum*) (Raw 1999) and eggplant (*Solanum melongena*) (Montemor and Souza 2009). Based on the food niche, the increment of *Exomalopsis*' population could be performed by the enrichment of the crop areas with other plant sources since the management of nests in the soil is difficult.

Considering the difficulty in locating the nests of species that build their breeding place on the ground, an alternative method to obtain information about food-niche is the use of bait plants. The choice of bait plants can be made based on previous observation. Thus, during the study of the interactions between *Byrsonima* species and oil-collecting bees in the savanna areas, the visits of *E. fulvofasciata* were frequent (Rabelo, pers. obs.). Among Malpighiaceae, the genus *Byrsonima* is one of the most frequently visited by oil-collecting bees to collect oil and pollen. However, this flowering plant can also be used by other bee species as pollen sources (Teixeira and Machado 2000; Benezar and Pessoni 2006; Costa et al. 2006; Ribeiro et al. 2008; Bezerra et al. 2009; Mendes et al. 2011; Sazan et al. 2014). These records suggest that these plants can be important food sources and an efficient bait plant for *E. fulvofasciata*.

Ergo, this study aimed to determine the food-niche breadth and the role of pollen morphology in the *E. fulvofasciata* diet using *Byrsonima* species as bait plants. We investigated both if *E. fulvofasciata* is a polylectic species and if bait plants used contribute significantly to larval provision.

## Material and Methods

### *Study areas*

This study was conducted in two ecological reserves located in the Brazilian savanna: the Ecological Station of Panga (ESP), Uberlândia – Minas Gerais State, and the State Park of Serra de Caldas Novas (SPSCN), Caldas Novas – Goiás State. These areas comprise a mosaic of savannic-forested phytophysionomies encountered. They include woody savannas, as well as gallery, seasonal deciduous and semi-deciduous forests (Schiavini and Araújo 1989; Femago 2008) and have high similarity in floristic composition (Lopes et al. 2011). The ESP (19°09'20" S / 48 ° 11'10" S / 48 ° 23'20" -48°24'35" W) has 403.85 ha and SPSCN (17 ° 47'56" S / 48 ° 40'23, 7' O), 12,315.36 ha. Both areas extend across a region that has two distinct seasons: warm and wet (October to March) and cold and dry (April to September) (Rose et al. 1991).

### ***Samplings and records of bee behaviors during foraging activities***

We conducted the bee samplings in the warmer and wet season, due to the higher number of flowering plant species in the Brazilian savanna during this period (Batalha and Matovani 2000). The *Exomalopsis* bees were collected during their visits to flowers of *Byrsonima* (Malpighiaceae) used as bait plants. We performed preliminary observations in order to identify plant species that were flowering at the study areas and were attractive to *E. fulvofasciata*. We chose *Byrsonima* as bait plant based on frequent observations of floral visits of *E. fulvofasciata*.

The ESP has five recorded species of *Byrsonima*: *Byrsonima basiloba* A. Juss, *Byrsonima coccolobifolia* Kunth, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, *Byrsonima intermedia* A. Juss, and *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. (Costa and Araújo 2001; Silva et al. 2012). Conversely, SPSCN presents four recorded species: *B. coccolobifolia*, *Byrsonima pachyphylla* A. Juss, *B. verbascifolia* and *B. intermedia* (Lopes et al. 2011).

During the sampling period, only *B. intermedia* was flowering in the ESP, and *B. pachyphylla* and *B. verbascifolia*, in the SPSCN (Rabelo LS, per. obs.). Consequently, these *Byrsonima* species were used as bait plants. The flowering of *B. intermedia* and *B. pachyphylla* in Brazilian savanna was registered from September to February (Gaglianone 2001) and July to October (Melo et al. 2014), respectively.

All plants used as baits have yellow flowers with very similar morphologies and offer pollen and oil as floral rewards (Anderson 1979). Like other *Byrsonima* species, they present anthers with rimosa dehiscence, i. e., anther opening occurs through a longitudinal slot. Their pollen grains are small and powdery and can be directly removed either using the foreleg and midlegs or by vibration (Teixeira and Machado 2000; Benezar and Pessoni 2006; Bezerra et al. 2009; Mendes et al. 2011; Sazan et al. 2014).

We performed three samplings, for three days, from 9 a.m. to 1 p.m., totalizing 36h of observations in each area (Table 1). We chose the sampling points that presented at least four individuals of *Byrsonima* with newly opened flowers. These individuals were located no more than 5 m from each other. During the observation period, a researcher walked among the plant individuals and recorded how the females removed the pollen grains from the flowers, since this bee species does not use oil to nest. After the behavioral record the females were captured using entomological nets, individually wrapped in plastic bottles and immediately sacrificed by freezing. We captured the bees before they incorporated the grains of *Byrsonima* into the

pollen loads. These procedures reduced the potential risk of biases in the evaluation of the importance of bait plant as a food source for *E. fulvofasciata*. We also record the collections of pollen and oil performed by oil-collecting bees, the main floral visitors of *Byrsonima*.

Table 1. Period of samplings at the Ecological Station of Panga- MG (ESP) and State Park of Serra de Caldas Novas (SPSCN).

Samplings	Dates		Intervals	Total of days and hours
	ESP	SPSCN		
Sample 1	November, 22,23,26, 2012	November, 2, 4,5, 2012	9 am to 1 pm	3 and 12
Sample 2	March, 30,31/April, 1, 2013	October, 17, 19,20, 2013	9 am to 1 pm	3 and 12
Sample 3	December, 6,9,13, 2013	April 5, 6,7, 2014	9 am to 1 pm	3 and 12

Only the pollen loads presented in the legs were used in the pollen analysis, i. e. the pollen grains that were collected in order to be used as larval provision. In the laboratory, the pollen load was removed and stored in Falcon tubes containing 2 ml of 70% ethanol. All bees were deposited in the Laboratory of Ecology and Behavior of Bees - Federal University of Uberlândia.

The pollen samples were treated by the acetolysis method (Erdtman 1960). Twenty-eight pollen samples of *E. fulvofasciata* were processed (ESP = 14 samples and SPSCN = 14 samples). For each pollen sample, three voucher slides were prepared and deposited in the collection of the Laboratory of Ecology and Behavior of Bees – Federal University of Uberlândia.

The pollen grains were identified based on the characteristics revealed after acetolysis (Salgado-Labouriau 1973; Roubik and Moreno 1991). Voucher specimens were cross-referenced with a database of pollen grain images (Bastos et al. 2008) and by comparison with the specimens cataloged as reference material in the Laboratory of Plant Morphology, Microscopy and Image - Federal University of Uberlândia. In this study, we used the taxonomic classification proposed by the Angiosperm Phylogeny Group (APG II) (Souza and Lorenzi 2005).

After the identification, the morphologically similar pollen grains were grouped into pollen types according to the methods proposed in the literature (Salgado-Labouriau 1973; Vilhena et al. 2012). In some cases, it was possible to determine the species that composed the pollen type.



### ***Pollen analysis: breadth and uniformity of the food-niche and classification of pollen types***

After the pollen identification, quantitative analysis was accomplished by dividing each slide into four quadrants, in which approximately 100 pollen grains were counted, totaling 400 for each slide and, therefore, 1,200 pollen grains per sample. If the quadrant contained less than 100 pollen grains, all of them were counted and expressed as percentages of the pollen sum (Vilhena et al. 2012). Pollen types with proportion lower than 3 % in each sample were discarded, as they were considered either contaminants or only sources of nectar. Quantitative analysis was performed using a magnification of 200×.

We calculated the niche breadth using the Shannon-Wiener index ( $H'$ ):  $H' = - \sum (p_k \times \ln \text{ of } p_k)$ , where  $p_k$  represents the proportion of pollen types present in the pollen load as proposed by Camillo and Garófalo (1989). The uniformity of pollen types in the samples was determined according to the Pielou evenness index ( $J'$ ):  $J' = H'/H'_{\text{max}}$ , where  $H'_{\text{max}}$  represents the logarithm of the total number of pollen types present in the each area. This evenness index range between 0 and 1, and values near 1 represent high uniformity in the pollen collection, i.e., the pollen types were collected at similar proportions. Both analyzes were performed for each area separately using PAST 2:13 software (Hammer et al. 2001).

According to type of anther, the pollen types were classified into poricidal and non-poricidal based on literature information. The flowers that present pollen inside a tube-like anther with a small apical pore were classified as poricidal sources, while non-poricidal flowers present anthers with longitudinal or valvular opening (Souza and Lorenzi, 2005). These categories were determined due to behavioral differences to explore each of these types of resources (Buchmann 1978). They were also classified according to the size of the grains: small (s) = 10–25  $\mu\text{m}$  and medium (m) = 25–50  $\mu\text{m}$ , as proposed in the literature (Barth and Melhem 1988; Bastos et al. 2008).

### ***Data analysis***

To compare the richness of pollen sources between the areas and to verify if our sampling effort was enough to record most of the pollen sources expected to be used in each area we constructed extrapolation curves based on the samples using the program EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013). This analysis allows the estimation of the total number of expected pollen types present at the samples if the sampling effort reaches the asymptote (Colwell 2013).

The similarity in the use of pollen sources by *E. fulvofasciata* between the two study areas was determined by  $PS = \Sigma$  (lowest percentage for each pollen type) (Brower et al. 1997). This index is also known as Renkonen index and is based on the relative abundance of the pollen types presented at each area. It ranges from 0 (the females used a complete different group of pollen sources for larval provision) to 100% (the females used exactly the same pollen source and at the same percentages).

The possible difference in the food-niche breadth between the two assessed areas was evaluated by the one-sample *t* test of Hutcheson, using the PAST 2:13 program (Hammer et al. 2001).

We verified the possible differences in the relative abundance of pollen sources, according to the type of anthers and size of pollen grains, using chi-square tests for each area separately (Zar 2010).

To establish the influence of the use of *Byrsonima* as bait plant in each evaluated parameter, all the analyses were repeated excluding this pollen type.

## Results

We collected 420 bees, 206 at ESP and 214 at SPSCN. *Exomalopsis fulvofasciata* represented 10.48% of the records, being the second most abundant species. This species occurred in 77.78% and 44.44% of the samplings, at ESP and SPSCN, respectively.

We collected 44 females of *E. fulvofasciata* during their visits to flowers of *Byrsonima*, 23 of them to *B. intermedia*, at the ESP, and 21 to *B. pachyphylla*, at SPSCN (Figure 1). Visits to flowers of *B. verbascifolia* were not observed.

In order to collect pollen, *E. fulvofasciata* approached the flower by the front and fixed itself using the jaws. The female curved its body over the anthers and vibrated the structure. These procedures removed the pollen grains from the anthers that remained attached to the ventral surface of the female's body.

Sixteen females exhibited pollen collected by vibration from the flowers of *Byrsonima* only on the surface of the ventral region of their bodies (ESP = 9 and SPSCN = 7). The absence of pollen in their scopa indicates that these bees did not visit other plants before their capture. Twenty-eight females presented pollen in their scopa (ESP = 14 and SPSCN = 14) before their behavior were recorded. In both cases, the pollen grains from bait plants were not added to their scopae after the visits.

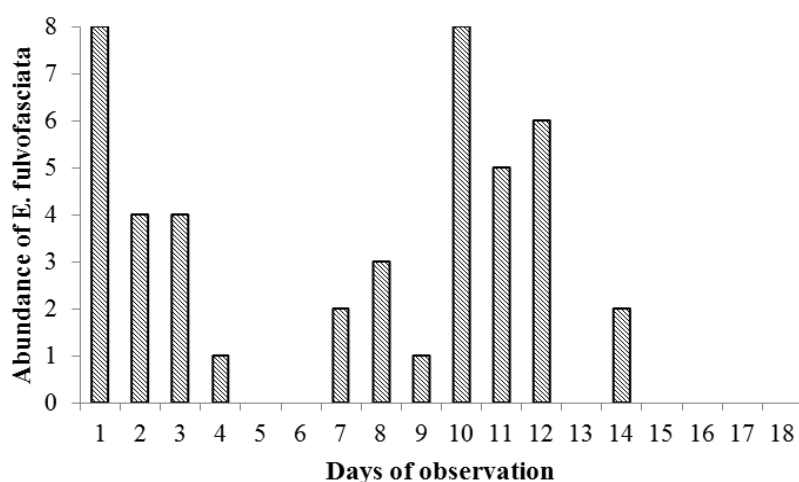


Figure 1. Number of *Exomalopsis fulvofasciata* recorded on *Byrsonima* flowers in the two Savanna areas. Ecological Station of Panga - MG (ESP) - 1 to 9 and State Park of Serra de Caldas Novas- GO (SPSCN) - 10 to18.

Table 2. Pollen types identified in pollen loads of *Exomalopsis fulvofasciata* in the two Savanna areas [Ecological Station of Panga-MG (ESP) and State Park of Serra de Caldas Novas - GO (SPSCN)].

Study areas		ESP		SPSCN	
Pollen Type	FR PS	FO	RA	FO	RA
LYTHRACEAE					
<i>Cuphea</i> Type	P/N M	21.43	8.51	-	-
FABACEAE					
<i>Acosmium</i> Type	P/N S	21.43	4.44	49.98	8.56
MALPIGHIACEAE					
<i>Byrsonima</i> Type <sup>a</sup>	P/O S	100.00	84.55	100.00	90.72
MYRTACEAE					
<i>Eugenia</i> Type	P M	7.14	2.19	-	-
SOLANACEAE					
<i>Solanum</i> Type	P M	7.14	0.31	7.14	0.73
Richness	- -	5		3	
H'	- -	0.59		0.33	
J'	- -	0.37		0.30	

FR: Floral resources offered (P: Pollen, O: Oil and N: Nectar), PS: class of pollen size grains (S: Small, M: Medium), FO: frequency of occurrence, RA: relative abundance, H': food-niche breadth given by the Shannon-Wiener index, J': uniformity in the collection of resources given by the Pielou index. <sup>a</sup>The *Byrsonima* type comprises the species *Byrsonima intermedia* in ESP and *Byrsonima pachyphylla* in SPSCN.

Pollen analyses showed that only five pollen types, belonging to five botanical families, were quantitatively important for *E. fulvofasciata* (ESP = 5 types and SPSCN = 3 types) (Table 2). Eleven pollen types presented an abundance of less than 3% in each sample and were excluded from the analyses. The extrapolation analysis showed that 87.11% and 100% of the pollen types estimated for ESP ( $x=5.69 \pm 1.23$ ) and SPSCN ( $x=3.00 \pm 0.00$ ), respectively, were sampled (Figure 2). Therefore, these analyses showed that our sample effort was representative considering that we sampled most of the pollen types that should be present in the pollen loads.

The similarity in the use of pollen types between the areas was high (PS = 89.30%), and we observed few pollen types per sample. In the ESP, we recorded 1 to 4 pollen types per sample ( $x=1.57 \pm 0.82$ ), while in SPSCN, one to two pollen types ( $x=1.57 \pm 0.49$ ) (Figure 3). The *Byrsonima* type has been the main source of pollen for *E. fulvofasciata*, 84.55% and 90.72% at the ESP and SPSCN, respectively. This pollen type was present in all samples of both areas and 14 samples presented only *Byrsonima* type after the exclusion of those with abundance less than 3% (ESP= 8 samples e SPSCN= 6 samples) (Table 2, Figure 3).

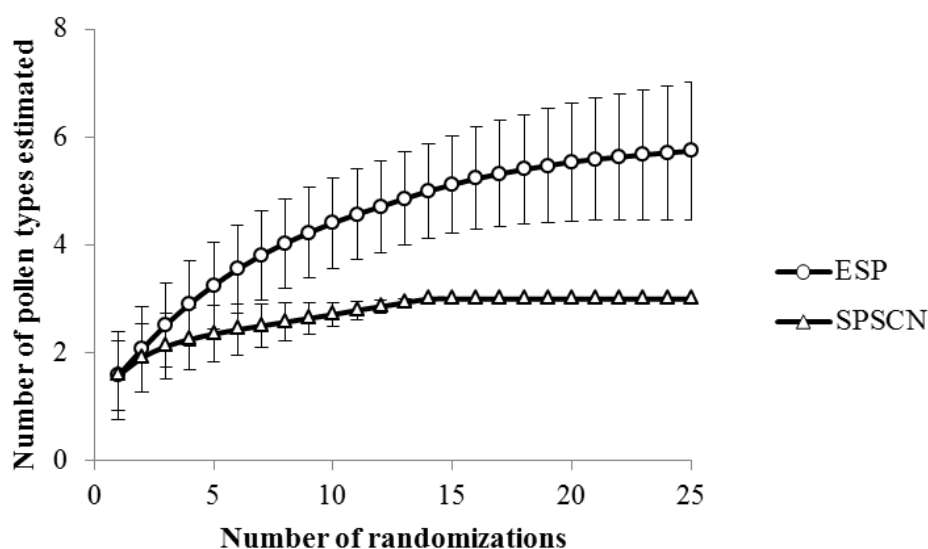


Figure 2. Estimated number of pollen types in each study area using extrapolation curves. ESP: Ecological Station of Panga - MG and SPSCN: State Park of Serra de Caldas Novas-GO.

The *Acosmium* and *Solanum* types were also present in both areas (Table 2), but in low abundance. The *Cuphea* and *Eugenia* types occurred only in samples obtained in the ESP. In

both areas, there was predominance of the use of plants with non-poricidal anther ( $\chi^2_{\text{ESP}} = 17585.70$ ;  $df = 1$ ,  $p < 0.001$  and  $\chi^2_{\text{SPSCN}} = 13,620.97$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0.001$ ) (Figure 4). Furthermore, most samples presented only pollen types belonging to non-poricidal anthers, 92.86% in the ESP and 92.86% in the SPSCN.

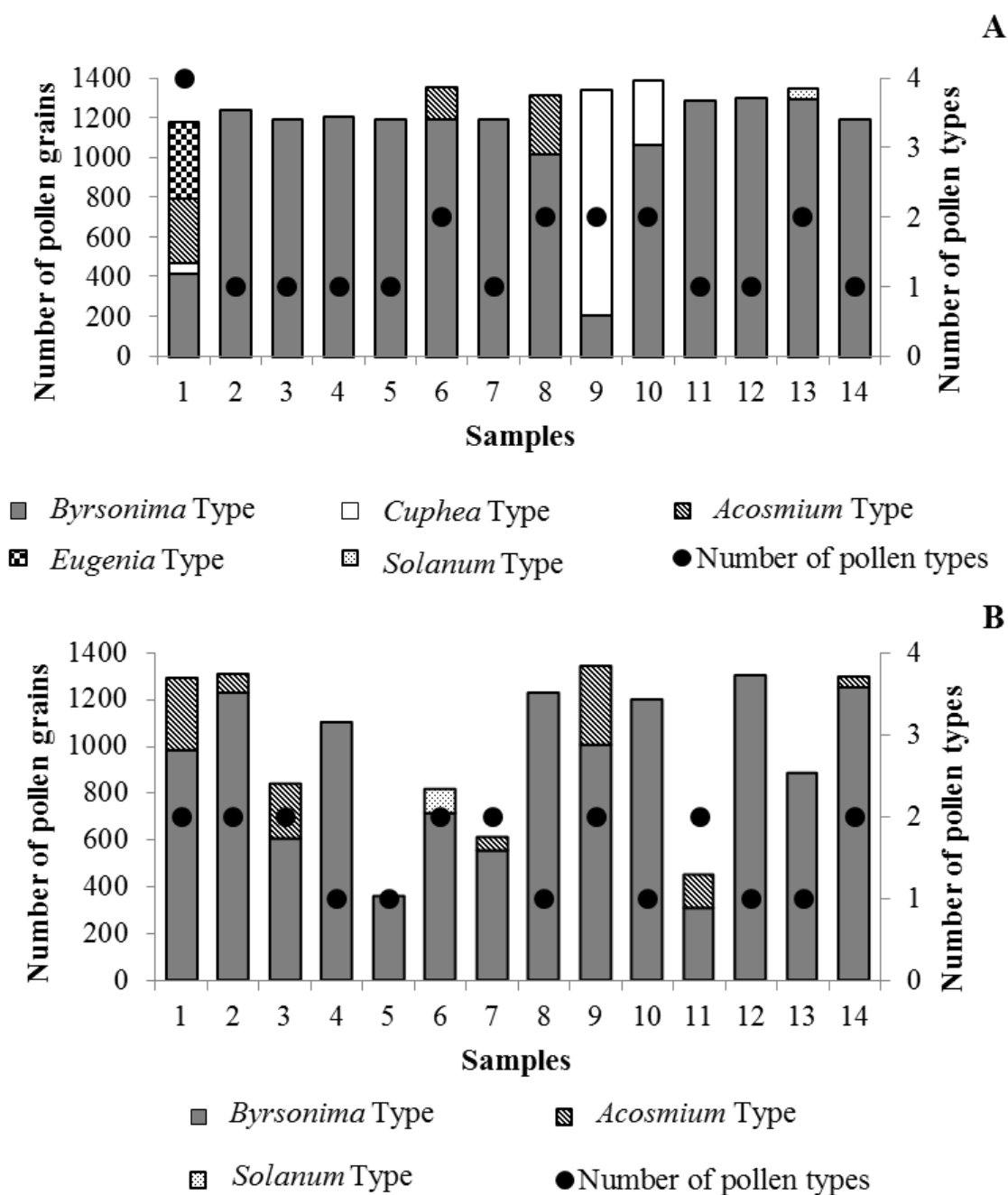


Figure 3. Absolute abundance of pollen types and the number of types observed in each sample. A: Ecological Station of Panga – MG (ESP) and B: State Park of Serra de Caldas Novas- GO (SPSCN).

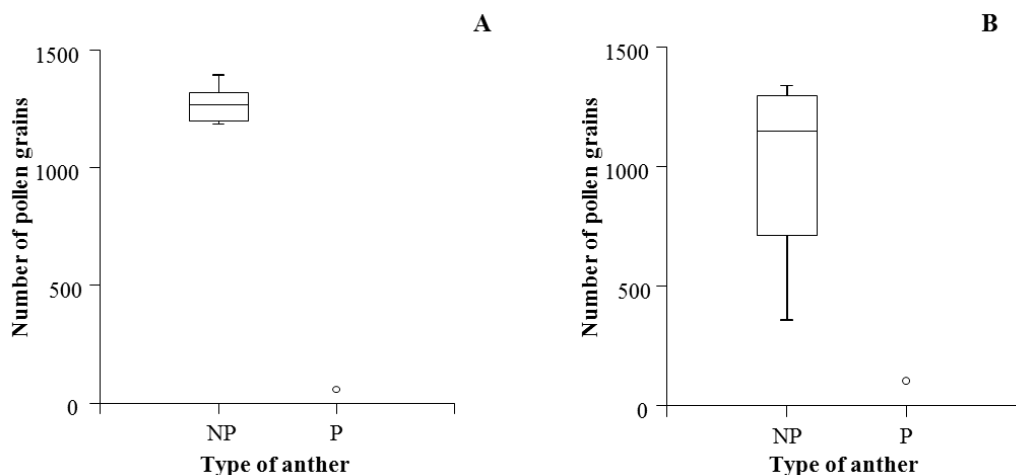


Figure 4. Abundance of pollen types according to the anther type: poricidal (P) and non-poricidal (NP). A: Ecological Station of Panga – MG (ESP) and B: State Park of Serra de Caldas Novas- GO (SPSCN).

The food-niche breadth of *E. fulvofasciata* in ESP ( $H' = 0.59$ ) was significantly higher than in SPSCN ( $H' = 0.35$ ) ( $t = 25.61$ ,  $df = 31,767.00$ ;  $p < 0.001$ ), and, in both areas, the uniformity of pollen types was low ( $J'_{ESP} = 0.37$  and  $J'_{SPSCN} = 0.30$ ).

The pollen types fell into two categories according to the size: small (*Byrsonima* and *Acosmium* types) and medium (*Cuphea*, *Eugenia* and *Solanum* types) (Table 2). There was a predominance of the use of small pollen grains in both areas ( $\chi^2_{ESP} = 10,828.73$ ;  $df = 1$ ,  $p < 0.001$  and  $\chi^2_{SPSCN} = 13,620.97$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0.001$ ) (Figure 5). Most of the samples presented exclusively small grains (ESP: 78.57% and SPSCN: 92.86%).

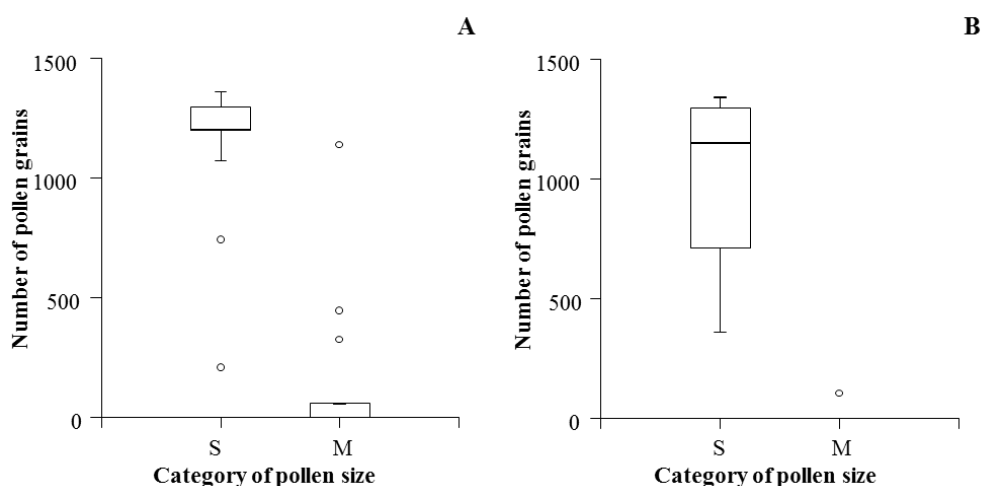


Figure 5. Abundance of pollen types according to grain size categories: small (S) and medium (M) in two natural areas. A: Ecological Station of Panga – MG (ESP) and B: State Park of Serra de Caldas Novas- GO (SPSCN).

After removing the *Byrsonima* type of analyses, we observed the same pattern regarding the use of sources with non-poricidal anthers ( $\chi^2_{\text{ESP}} = 497.42$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ,  $\chi^2_{\text{SPSCN}} = 925.96$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0.001$ ). We also observed an increase in the difference between the diversity indices ( $H'_{\text{ESP}} = 1.04$  and  $H'_{\text{SPSCN}} = 0.27$ ;  $t = 34.90$ ,  $df = 2464.40$ ,  $p < 0.001$ ), as well as in the uniformity, especially in the ESP ( $J'_{\text{ESP}} = 0.75$  and  $J'_{\text{SPSCN}} = 0.40$ ). However, there was a predominance of medium grains in both areas ( $\chi^2_{\text{ESP}} = 2532.56$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ,  $\chi^2_{\text{SPSCN}} = 925.96$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ). Furthermore, there was a reduction of 23.30% in this similarity index (PS = 68.48 %).

## Discussion

We observed few pollen types quantitatively important for *E. fulvofasciata*, among which the *Byrsonima* type was the main pollen source. Considering the spatial and temporal differences in the samples analyzed, we can conclude that the use of *Byrsonima* species as floral resources is a frequent choice of *E. fulvofasciata*, at least during the wet season and flowering period of these Malpighiaceae species.

Although *Byrsonima* flowers are non-poricidal, *E. fulvofasciata* used vibration to collect pollen. The use of vibration on flowers with non-poricidal anthers allows the collection of a larger amount of pollen grains per unit time of handling compared to other behaviors (Buchmann 1985). Thus, it may represent a more economical mechanism of collecting pollen. This strategy has been observed in bees of the genera *Centris* and *Epicharis*, considered efficient pollinators of *Byrsonima* species (Teixeira and Machado 2000; Gaglianone 2000; 2003; Bezerra et al. 2009). Taking into account the frequency and behavior performed by this species of bees, we concluded that *E. fulvofasciata* probably contributes to the reproduction of *B. intermedia* and *B. pachyphylla*.

The high abundance and frequency of the *Byrsonima* pollen type in the samples, as well as its features, may also influence the predominant use of small pollen grains. Each bee species requires a specific pollen volume for larval provision according to its body size (Muller et al. 2006). Hence, the variation in pollen size (Barth and Melhem 1988) can favor the establishment of a trade-off between the number and the size of pollen grains. Thus, the bees can invest in gathering either many small grains or a smaller number of larger grains. In this context, the small size of pollen can facilitate the collection of a greater number of grains in a few visits to *Byrsonima*, minimizing the energy expenditure of female bees. This pattern of predominant use of pollen grains with specific size has also been observed for other

solitary bee species, as *Centris* (*Heterocentris*)  *analis* (Fabricius, 1804) and *Centris* (*Hemisiella*) *tarsata* Smith, 1874 that used medium grain sizes (Rabelo et al. 2014), *Tetrapedia diversipes* Klug, 1810 and *Diadasia* spp. that used large grain sizes (Sipes e Tepedino 2005; Menezes et al. 2012).

Other pollen sources were also identified. Plants offering only pollen as floral resource, such as *Solanum* and *Eugenia* (Souza and Lorenzi 2005), were used as pollen sources and their importance for *E. fulvofasciata* can be determined based on pollen abundance. On the other hand, flowers that offer pollen and nectar as floral rewards, for example, *Cuphea* and *Acosmium*, can be exploited for the collection of both. There are records of nectar exploitation of *Cuphea* flowers by *Xylocopa* and *Centris* (Ribeiro et al. 2008; Ramalho and Rosa 2010). There are reports on other species that forage on *Acosmium*'s flowers for nectar (Viana and Kleinert 2006), and the high abundance in some samples also suggests their use as a pollen source.

These native plant species used as provision sources for *E. fulvofasciata* could be used in order to maintain this bee species in crop areas, since it is still not possible to manage the nests of this ground-nesting species. The presence of natural areas around the crop could ensure important pollen sources, e.g. *Byrsonima*, and suitable nesting sites, since this species nests on the ground and some agricultural practices can destroy its nest. *Exomalopsis fulvofasciata* is considered a pollinator of hot peppers (Raw 1999) and present potential to pollinate plants that require buzz pollination, since it is able to vibrate in order to collect pollen, as observed in this study.

We also found few pollen types per sample. This pattern may be ascribable to floral constancy. Bees may forage on several flowers of the same species to collect resources (Cane and Sipes 2006). This behavior results in energy savings by reducing their energy expenditure to locate and handle various floral types (Thorp 1979). As regards to the plants, their floral constancy may favor the process of pollen transport between individuals of the same species promoting pollination and act as a mechanism of speciation (Chittka et al. 1999).

The floristics of the areas (Lopes et al. 2011) and the predominant use of the *Byrsonima* type may have promoted the high similarity in the use of pollen sources between the study areas. The greatest contribution of the *Byrsonima* type consisted in providing a low uniformity index in the collection of resources. These results, associated with the great proportion of pollen grains from *Byrsonima* in all the samples, reinforce the choice of this species during the period of increased availability of floral sources.



Based on the number of plant families used as pollen sources, *E. fulvofasciata* could be considered a polylectic species (Cane and Sipes 2006). However, considering that our records are restricted to warm and wet season, additional studies on the dry and cold season are useful to verify if *E. fulvofasciata* is active in this period and to obtain new information about its food-niche.

Our results indicate that *E. fulvofasciata* is a polylectic species. However, we noticed that the *Byrsonima* type contributes significantly to its larval provision and, consequently, to the use of small grains. Taking into account the frequency and behavior performed during the visits to flowers, we also concluded that *E. fulvofasciata* is a pollinator of *B. intermedia* and *B. pachyphylla*.

### Acknowledgments

The authors are grateful to Dr. Paulo Eugenio Oliveira (LAMOVI-IB/UFU) for the conditions offered by the laboratory and access to reference slide collections of the study areas; to Dr. Ivan Schiavini for the identification of the bait plants; to the officers and employees of the State Park of Serra de Caldas for the collection conditions in the study area; to the project Biodiversity Patterns and Ecological Processes in the Cerrado Ecosystems in the region of the Triângulo Mineiro and Southeast of Goiás (sub-basin of the Paranaíba River); to Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) for funding this study. S.C. Augusto received research fellowships from CNPq (307222/2012-8), and L. S. Rabelo received a grant from CAPES.

### References

- Alves-Dos-Santos I, Machado IC, Gaglianone MC. 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo [Natural history of oil collecting bees]. *Oecol Bras.* 11:544–557.
- Anderson WR. 1979. Floral Conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica.* 11: 219-223.
- Aranda R, Graciolli G. 2013. First report of *Exomalopsis fulvofasciata* (Hymenoptera: Anthophoridae) as host of two *Timulla* species (Hymenoptera: Mutillidae). *Biota Neotrop.*, 13: 382-384.

- Barth OM, Melhem TSA. 1988. Glossário ilustrado de palinologia [Illustrated glossary of palynology]. Campinas: Editora da Unicamp.
- Bastos EMAF, Thiago PSS, Santana RM, Travassos A [CD-ROM]. 2008. Banco de imagens de grãos de pólen: mais de 130 espécies de plantas apícolas [Database of images of pollen grains: over 130 species of honey plants].
- Batalha MA, Matovani W. 2000. Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Rev. Brasil. Biol.* 60: 129-145.
- Benezar RMC, Pessoni LA. 2006. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica [Floral biology and reproductive system of *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) in an Amazonian savanna]. *Acta Amaz.* 36: 159 – 168.
- Bezerra ES, Lopes AV, Machado IC. 2009. Biologia reprodutiva de *Byrsonima gardnerana* A. Juss. (Malpighiaceae) e interações com abelhas *Centris* (Centridini) no Nordeste do Brasil [Reproductive biology *Byrsonima gardnerana* A. Juss. (Malpighiaceae) and interactions with *Centris* bees (Centridini) in Northeastern Brazil]. *Revista Brasil. Bot.* 32: 71-84.
- Brower JE, Zar JH, von Ende CN. 1997. Field and laboratory methods for general ecology. 4<sup>th</sup> ed. EUA: Wm. C. Brown Publishers.
- Buchmann SL. 1985. Bees use vibration to aid pollen collection from non-poroidal flowers. *J Kansas Entomol Soc.* 58: 517-525.
- Buchmann SL. 1978. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *J. theor. biol.* 72: 639-657.
- Camillo E, Garófalo CA. 1989. Analysis of the niche of two sympatric species of *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 5: 81-92.
- Cane JH, Sipes S. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and revised lexicon for oligolecty. In: Waser NM, Ollerton, J, editors. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago: University of Chicago Press; p. 99-122.
- Chittka L, Thomson JD, Waser NM. 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86: 361-377.
- Costa AA, Araújo GM. 2001. Comparação da vegetação arbórea de cerradão e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais [Comparison of woody vegetation of

- cerradão and cerrado in the Panga Reserve, Uberlândia, Minas Gerais]. *Acta bot. bras.* 15(1): 63-72.
- Costa CBN, Costa JAS, Ramalho M. 2006. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil [Reproductive biology of sympatric species of Malpighiaceae in coastal dunes of Bahia, Brazil]. *Revista Brasil. Bot.*, 29: 103-114.
- Colwell RK. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 9. URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>
- Dórea MC, Aguiar CML, Figueroa LER, Lima LC, Santos FAR. 2010a. Residual pollen in nests of *Centris analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in an area of Caatinga vegetation from Brazil. *Oecol. Aust.* 14: 232-237.
- Dórea MC, Aguiar CML, Figueroa LER, Lima LCLE, Santos FAR. 2010b. Pollen residues in nests of *Centris tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in a tropical semiarid area in NE Brazil. *Apidologie* 41: 557–567.
- Erdtman G. 1960. The acetolized method. A revised description, *Svensk Bot. Tidskr.* 54: 561-564.
- FEMAGO. Parque Estadual da Serra de Caldas Novas [State Park of Serra de Caldas Novas] [internet]. c. 2008. Available from: [http://www.semarhtemplate.go.gov.br/uploads/files/plano\\_de\\_manejo\\_do\\_parque\\_estadual\\_da\\_serra\\_de\\_caldas\\_novas.pdf](http://www.semarhtemplate.go.gov.br/uploads/files/plano_de_manejo_do_parque_estadual_da_serra_de_caldas_novas.pdf)
- Frankie GW, Haber WA, Opler PA, Bawa KS. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: Jones and CE, Little RJ, editors. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. New York: Van Nostrand Reinhold Co; p. 411-447.
- Gaglianone MC. 2000. Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de Cerrado [Interactions of *Epicharis* (Apidae, Centridini) and Malpighiaceae flowers in a Cerrado ecosystem]. In: *Anais do IV Encontro sobre Abelhas. [IV Proceedings of the 4th Meeting on Bees]*; 2000. 246-252; Brazil: Ribeirão Preto-SP.
- Gaglianone MC. 2003. Abelhas da tribo Centridini na Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antonio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae [Bees of Centridini tribe in the Ecological Station of Jataí (Luiz Antonio, SP): species composition and interactions with flowers of Malpighiaceae]. In: Melo GAR, Alves-

- dos-Santos IC. Editors. Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure [Tribute to the 90 years of Jesus Santiago Moure]. Apoidea Neotropica: UNESCO; p. 279-284.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I. 1988. Evolution of flower structures and pollination in Neotropical Cassiinae (Caesalpinaceae) species. *Phyton* (Austria) 28: 293-320.
- Guimarães E, Stasi LC, Maimoni-Rodella RCS. 2008. Pollination biology of *Jacaranda oxyphylla* with an emphasis on staminode function. *Ann Botany*. 102: 699–711.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4: 1-9.
- Imperatriz-Fonseca VL, Alves-dos-Santos I, Santos-Filho PS, Engels W, Ramalho M, Wilms W, Aguilar JBV, Pinheiro-Machado CA, Alves DA, Kleinert AMP. 2011. Checklist das abelhas e plantas melitófilas no Estado de São Paulo, Brasil [Checklist of bees and melittophilous plants in São Paulo State, Brazil]. *Biota Neotrop.* 11: 1–25.
- Lopes SF, Vale VS, Oliveira AP, Schiavini I. 2011. Análise comparativa da estrutura e composição florística de Cerrado no Brasil Central [Comparative analysis of the structure and composition of Cerrado in Central of Brazil]. *Interciência.* 36: 8-15.
- Mendes FN, Rêgo MMC, Albuquerque PMC. 2011. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil [Phenology and reproductive biology of two species of *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae) in Cerrado area in northeastern of Brazil]. *Biota Neotrop.* 11: 103-115.
- Menezes GB, Gonçalves-Esteves V, Bastos EMAF, Augusto SC, Gaglianone MC. 2012. Nesting and use of pollen resources by *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae) in Atlantic Forest areas (Rio de Janeiro, Brazil) in different stages of regeneration. *Rev Bras Entomol.* 56: 86–94.
- Michener CD, Moure JS. 1957. A study of the classification of the more primitive non-parasitic anthophorine bees (Hymenoptera, Apoidea). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 112: 395-412.
- Montemor KA, Souza DTM. 2009. Biodiversidade de polinizadores e biologia floral em cultura de berinjela (*Solanum melongena*) [Biodiversity of pollinators and floral biology of eggplant (*Solanum melongena*)]. *Zootecnia Trop.* 27: 97-103.
- Müller A, Diener S, Schnyder S, Stutz K, Sedivy C, Dorn S. 2006. Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee–flower relationships. *Biol Cons* 130: 604 – 615.

- Rabelo LS, Vilhena AMGF, Bastos EMA, Augusto SC. 2012. Larval food sources of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Apidae), an oil-collecting bee. J. Nat. Hist. 46:1129-1140.
- Rabelo LS, Vilhena AMGF, Bastos EMAF, Augusto SC. 2014a. Differentiated use of pollen sources by two sympatric species of oil-collecting bees (Hymenoptera: Apidae). J. Nat. Hist., 48: 1595-1609.
- Rabelo LS, Vilhena AMGF, Bastos EMAF, Aguiar CML, Augusto SC. 2014b. Oil-collecting bee–flower interaction network: do bee size and anther type influence the use of pollen sources? Apidologie. DOI: 10.1007/s13592-014-0336-8.
- Ramalho M, Rosa JF. 2010. Ecologia da interação entre as pequenas flores de quilha de *Stylosanthes viscosa* Sw. (Fabaceae) e as grandes abelhas *Xylocopa (Neoxylocopa) cearensis* Ducke, 1910 (Apoidea, Hymenoptera), em duna tropical [Ecology interaction between small keel flowers of *Stylosanthes viscosa* Sw. (Fabaceae) and large bees *Xylocopa (Neoxylocopa) cearensis* Ducke, 1910 (Apoidea, Hymenoptera) in tropical dune]. Biota Neotrop. 10 (3): 93-100.
- Raw, A. 2000. Foraging behaviour of wild bees at hot pepper flowers (*Capsicum annuum*) and its possible influence on cross pollination. Ann. Bot. 85: 487-492.
- Ribeiro EKMD, Rêgo MMC, Machado ICS. 2008. Cargas polínicas de abelhas polinizadoras de *Byrsonima chrysophylla* Kunth. (Malpighiaceae): fidelidade e fontes alternativas de recursos florais [Pollen loads of pollinating bees of *Byrsonima chrysophylla* Kunth. (Malpighiaceae): loyalty and alternative sources of floral resources]. Acta bot. bras. 22: 165-171.
- Rosa R, Lima SC, Assunção WL. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia [Preliminary addressing of climate conditions Uberlândia]. Sociedade e Natureza. 5: 98-101.
- Roubik DW, Moreno JE. 1991. The pollen and spores of Barro Colorado Island. St Louis (Missouri): Missouri Botanical Garden.
- Rozen JG. 2011. Immatures of Exomalopsine bees with notes on nesting biology and a tribal key to mature larvae of noncorbiculate, nonparasitic Apinae (Hymenoptera: Apidae). Am. Mus. Novit. 0(3726):1-52.
- Salgado-Labouriau ML. 1973. Contribuição à palinologia dos Cerrados [Contribution to the palynology of Cerrado]. Rio de Janeiro (Brazil): Academia Brasileira de Ciências.

- Santos AOR, Bartelli BF, Nogueira-Ferreira FH. 2014. Potential pollinators of tomato, *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae), in open crops and the effect of a solitary bee in fruit set and quality. J. Econ. Entomol. 107: 987-994.
- Sazan MS, Bezerra ADM, Freitas BM. 2014. Oil collecting bees and *Byrsonima cydoniifolia* A. Juss. (Malpighiaceae) interactions: the prevalence of long-distance cross pollination driving reproductive success. An. Acad. Bras. Ciênc. 86: 347-357.
- Schiavini I, Araújo GM. 1989. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia) [Considerations on the vegetation of Ecological Reserve of Panga (Uberlândia)]. Soc Nat (Online). 1:61-66.
- Silva CI, Araújo G, Oliveira PEAM. 2012. Distribuição vertical dos sistemas de polinização biótico em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. [Vertical distribution of biotic pollination systems in cerrado strict sense in the Triangulo Mineiro, Minas Gerais, Brazil]. Acta Bot. Bras. 26(4): 748-760.
- Silveira FA. 2012. Exomalopsini Michener, 1944. In: Moure JS, Urban D, Melo GAR. Editors. Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version. Available from: <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>. Accessed Jun/08/2015.
- Silveira FA, Melo GA, Almeida EA. 2002. Abelhas brasileiras. Sistemática e Identificação [Brazilian bees. Systematics and Identification]. Fundação Araucária, Belo Horizonte. 253 pp.
- Sipes SD, Tepedino VJ. 2005. Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: Diadasia). Biol J Linnean Soc. 86:487-505.
- Souza VC, Lorenzi H. 2005. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira. baseado em APG II [Systematic botany: illustrated guide to identification of families of Angiosperm from Brazilian flora based on APG II]. Imprensa Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Teixeira LAG, Machado IC. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae), Acta Bot. Bras. 15: 1-12.
- Thorp RW. 1979. Structural, behavioural, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. Ann MO Bot Gard. 66:788-812.
- Viana BF, Kleiner AMP. 2006. Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, northeastern Brazil. Rev. Bras. Entomol. 50: 53-63.

- Vilhena AMGF, Rabelo LS, Bastos EMAF, Augusto SC. 2012. Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. *Apidologie*. 43: 51-62.
- Zar JH. 2010. Biostatistical analysis. 5th ed. New Jersey: Imprinta Upper Saddle River, Prentice Hall.

## CAPÍTULO 3

**Robustez da rede de interações em um agrossistema: importância da associação de cultivos e plantas do entorno e influência da abundância e do tamanho corporal dos visitantes florais**



## **Robustez da rede de interações em um agrossistema: importância da associação de cultivos e plantas do entorno e influência da abundância e do tamanho corporal dos visitantes florais**

Laíce S. Rabelo<sup>1</sup>, Esther M. A. F. Bastos<sup>2</sup>, Solange C. Augusto<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Brazil

<sup>2</sup>Diretoria de Pesquisa e Desenvolvimento, Laboratório de Recursos Vegetais e Opoterápicos, Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte, Brazil

### **Resumo**

As interações entre abelhas e plantas podem ser estudadas pela associação do uso de plantas-iscas, análise polínica e redes de interações. Nesse contexto, o estudo objetivou avaliar a influência do tamanho corporal, abundância das abelhas e a associação de cultivos e plantas do entorno na robustez da rede de interações em um agrossistema. A rede de interações foi construída a partir da análise das cargas polínicas de abelhas obtidas usando a abóbora-menina (*Curcubita moschata*) e a berinjela (*Solanum melongena*) como plantas-iscas em cultivo experimental no Cerrado. A similaridade entre as comunidades de visitantes florais dos cultivos foi baixa (PS=13,08%). As flores de *C. moschata* foram utilizadas para a coleta de néctar e pólen, enquanto as flores de *S. melongena* apenas para a coleta de pólen. A rede de interações foi composta por *Apis mellifera*, *Exomalopsis analis*, *Exomalopsis* cfr *analis*, *Paratrigona lineata* e *Trigona spinipes* e 14 fontes de pólen. De forma geral, os cultivos contribuíram com a maior proporção de grãos de pólen para todas elas. O sistema completo, formado pelos cultivos e as plantas do entorno, apresentou baixa robustez (R= 0,471). A robustez do sistema reduziu em quase todos os cenários simulados exceto pela exclusão das abelhas de acordo com a abundância (R= 0,549). Esses resultados mostraram que todos os parâmetros analisados influenciam a estrutura da rede de interações. Especificamente, a associação de cultivos em consórcio e plantas do entorno promoveram um sistema mais resistente às perturbações indicando que a presença das áreas naturais do entorno são importantes para garantir, além da produtividade agrícola, pela presença dos polinizadores, a estabilidade das interações da comunidade.

**Palavras-chave:** análise polínica; recurso alimentar; robustez

## 1. Introdução

As abelhas contribuem para a produção de alimento para diversos animais, em sistemas naturais, e para a população humana em sistemas cultivados, por meio da manutenção da polinização (Klein et al. 2007; Bradbear 2009). As interações estabelecidas entre as abelhas e as plantas são determinadas pelas adaptações morfológicas das espécies da comunidade. Características das abelhas (tamanho e coloração corporal) e das plantas (tipo de antera, morfologia polínica, concentração do néctar e comprimento da corola) influenciam as interações estabelecidas entre esses grupos (Thorp 1979; Biesmeijer et al. 1999; Nogueira-Ferreira e Augusto 2007; Sipes e Tepedino 2005; Michener 2007; Menezes et al. 2012; Rabelo et al. 2014a,b).

As estratégias de forrageamento influenciam as interações entre abelhas e plantas. As espécies altamente eussociais, da família Apidae, são capazes de indicar a localização das fontes florais para os outros membros do ninho, por meio da comunicação de dança, por *Apis*, e por marcações químicas, pelas espécies de Meliponini (Thorp 1979). Já as abelhas solitárias também utilizam marcações químicas das fontes de recursos. Esses aromas são reconhecidos individualmente e variam de acordo com a quantidade de recompensa floral, para evitar o forrageamento em flores com menor disponibilidade de recursos (Gilbert et al. 2001).

Outra adaptação comportamental importante para o estabelecimento das interações é a capacidade de vibração corporal para a coleta de pólen. O comportamento de vibrar o corpo é usado para a remoção de pólen em flores com anteras poricidas e a frequência dessa vibração está associada ao tamanho corporal (Buchmann 1978).

A identificação das interações entre abelhas e plantas pode ser realizada pela observação direta, em plantas-iscas, ou, indiretamente, pela análise das cargas polínicas das abelhas (Cane e Sipes 2006). Tanto espécies nativas quanto cultivadas podem ser usadas como plantas-iscas para estudos da comunidade de visitantes florais e do nicho alimentar, como o realizado, por exemplo, com a acerola, *Malpighia emarginata* (Malpighiaceae) (Vilhena et al. 2012) e a espécie nativa *Matayba guianensis* (Sapindaceae) (Carvalho e Oliveira 2010).

A partir da identificação das interações da comunidade é possível abordá-las utilizando a análise de redes de interações. Essas ferramentas permitem, por exemplo, a simulação dos efeitos da remoção de componentes da comunidade (medida pela robustez do

sistema), o que pode contribuir para a compreensão das possíveis respostas da comunidade para cenários de extinções (Memmott et al. 2004).

Esses cenários de extinções podem ser simulados a partir, por exemplo, da identificação do nicho alimentar de abelhas em agrossistemas. Nesses sistemas, a diversidade de polinizadores promove o aumento da produtividade e da qualidade dos frutos formados (Richards 2001). Por outro lado, o aumento da fragmentação e a intensificação da agricultura e de práticas agrícolas inadequadas, podem resultar no declínio de polinizadores devido ao isolamento de fontes de recursos e de locais de nidificação (Kremen et al. 2002; Waser e Ollerton 2006).

Em agrossistemas, as abelhas utilizam tanto os cultivos quanto as plantas do entorno como fontes de recursos e, por isso, a manutenção desses polinizadores está associada à presença de áreas naturais próximas aos cultivos (Kremen et al. 2002). As áreas do entorno são fontes de recursos alimentares não fornecidos pelos cultivos e durante períodos em que esses não estão em floração.

Nesse contexto, o objetivo desse estudo foi avaliar a importância da associação de cultivos, plantas do entorno e a influência do tamanho corporal e da abundância das abelhas na robustez da rede de interações em um agrossistema no Cerrado. A rede de interações foi construída a partir da análise das cargas polínicas de abelhas obtidas usando a abóbora-menina (*Curcubita moschata*) e a berinjela (*Solanum melogena*) como plantas-isca em cultivo experimental.

Estudos isolados mostraram que ambos os cultivos são visitados por uma diversidade de abelhas pertencentes às tribos Apini, Augochlorini, Bombini, Euglossini e Meliponini (Montemor e Souza 2009; Serra e Campos 2010; Patrício et al. 2014), mas diferem quanto ao grau de dependência de polinizadores para a formação de frutos. As abelhas são essenciais para a produção de abóboras, enquanto a berinjela depende moderadamente desse grupo (Klein et al. 2007). Além de compartilharem parte de seus polinizadores, esses cultivos oferecem recursos florais complementares e apresentam crescimento rápido (Montemor e Souza 2009; Serra e Campos 2010).

Especificamente, pretende-se utilizar o nicho alimentar de abelhas de diferentes grupos para avaliar a: contribuição dos cultivos e das plantas do entorno como fontes de recursos florais; e a robustez da rede de interações de acordo com os seguintes cenários: a) sistema completo formado por todas as abelhas, pelos cultivos em consórcio e as plantas do entorno; b) sistema formado por um único cultivo e as plantas do entorno; c) remoção da

principal fonte de pólen do entorno (isto é, aquela usada pela maior parte das abelhas); e d) exclusão das abelhas por ordem decrescente de abundância e tamanho corporal.

Espera-se que essas duas hortaliças, cultivadas em consórcio, sejam visitadas por uma grande diversidade de abelhas e que parte desses visitantes florais seja compartilhada entre *C. moschata* e *S. melongena*. Espera-se que a robustez do sistema completo seja maior do que todos os outros cenários simulados, como consequência de uma maior oferta de recursos para os polinizadores. Além disso, as remoções das abelhas de acordo com a abundância e o tamanho corporal provavelmente promoverão a redução da robustez da comunidade, devido às alterações nos padrões de interações dentro da rede. Dessa forma, os resultados obtidos podem fornecer subsídios para a preservação das áreas naturais no entorno dos cultivos e para o uso de consórcios agrícolas para aumentar a diversidade de polinizadores.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Área de estudo**

O estudo foi conduzido na Estação Experimental de Água Limpa (EEAL- 19°05'48" S/ 48°21'05" O), localizada em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. A EEAL é um agrossistema misto composto por 298,72 há de áreas cultivadas e remanescentes de vegetação natural de Cerrado (Neto 2008). Devido a essa composição, a EEAL é um modelo eficiente para o estudo do nicho alimentar das abelhas e da importância da associação de cultivos e das plantas do entorno na robustez da rede de interações em um agrossistema. Ou seja, o estudo do nicho alimentar de abelhas nesse sistema permite a simulação dos efeitos provocados pela remoção da área do entorno (prática comum em áreas de produção) e pela redução das abelhas nos cultivos (resultado de práticas agrícolas não sustentáveis) na robustez da comunidade.

Além disso, estudos realizados nessa área utilizando a acerola (*M. emarginata*) e o maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*) mostraram a presença de grande diversidade de abelhas que utilizaram estes cultivos como fontes de recursos alimentares (Vilhena et al. 2012, Yamamoto et al. 2012).

A região apresenta duas estações distintas: uma fria e seca (maio a setembro) e uma quente e úmida (outubro a março) (Rosa et al 1991).

## 2.2. Plantas-iscas: *Cucurbita moschata* e *Solanum melongena*

Para a atração das abelhas foram utilizados como plantas-iscas *C. moschata* - Cucurbitaceae (abóbora-menina) e *S. melongena* - Solanaceae (berinjela), cultivadas em consórcio durante a estação fria e seca.

O cultivo experimental foi estabelecido no período de menor precipitação na região, considerando que os principais patógenos das Cucurbitaceae são fungos e bactérias que se desenvolvem em locais com excesso de água (Cardoso et al. 2001). Além disso, no Cerrado, há uma menor oferta de recursos florais nas áreas naturais (Batalha e Matovani 2000), o que poderia aumentar a atratividade dos cultivos para os polinizadores.

Os dois cultivos foram estabelecidos em uma área de 320 m<sup>2</sup>. Nessa área foram plantados 32 indivíduos de *C. moschata* e 64 indivíduos de *S. melongena*, distribuídos em filas duplas dispostas lado a lado.

As abelhas coletam néctar e pólen em flores de *Cucurbita* (Nicodemo et al. 2009; Serra e Campos 2010; Vidal et al. 2010). *Cucurbita moschata* apresenta flores estaminadas e pistiladas, solitárias, grandes e amarelas que produzem néctar (Romano et al. 2008; Serra e Campos 2010). O néctar produzido pelas flores estaminadas, que possuem os filetes e as anteras rimosas unidas, é acessível aos visitantes florais por meio de dois ou três orifícios presentes na base da corola e entre a estrutura reprodutiva. Já as flores pistiladas apresentam o nectário em forma de anel, circundando a base do estilete. Os grãos de pólen são grandes e apresentam espículos (Salgado-Labouriau 1973). A antese das flores ocorre ao amanhecer e elas permanecem abertas até o meio-dia, dependendo das condições climáticas (Romano et al. 2008).

Já *Solanum melongena* é explorada para a coleta de pólen, principalmente por meio da vibração corporal (Montemor e Souza 2009, Patrício et al. 2014). Essa planta possui flores monóclinas solitárias ou em inflorescência que possuem anteras poricidas, corola violeta e não produzem néctar (Souza e Lorenzi 2005). Os grãos de pólen são de tamanho médio e reticulado (Salgado-Labouriau 1973). A antese das flores ocorre ao longo do dia e elas permanecem abertas por cerca de três dias (Montemor e Souza 2009).

## 2.3. Uso das plantas-iscas como fontes de recursos por abelhas

A amostragem das abelhas foi realizada em doze dias não consecutivos entre 22 de julho e 09 de setembro de 2013. A observação do comportamento de forrageamento das abelhas foi realizada das 8h às 16h, período de maior atividade das abelhas no consórcio,

determinado por meio de análise prévia. Esse período foi dividido em quatro horários de observação: 1º- 8h00 às 10h00, 2º- 10h01 às 12h00, 3º- 12h01 às 14h00 e 4º- 14h01 às 16h00.

As flores de *S. melongena* foram monitoradas por 10 minutos a cada período de observação (= 40 minutos/dia). Já as flores de *C. moschata* foram monitoradas durante 20 minutos nos dois primeiros períodos de observação (=40 minutos/dia), por fecharem ao meio-dia.

Para a observação do comportamento de forrageamento nos consórcios, os botões florais em pré-antese de ambos os cultivos foram previamente ensacados e nos dias amostrados foram expostos aos visitantes florais antes do início do primeiro horário de observação. Esse procedimento garantiu a disponibilidade de recurso no cultivo durante as observações, considerando que a antese das flores de *C. moschata* ocorria antes das 8h, assim como de algumas flores de *S. melongena*.

Os registros de forrageamento foram realizados por um pesquisador que caminhou entre as fileiras de cada um dos cultivos, separadamente, registrando o comportamento de forrageamento das abelhas e capturando todos os visitantes florais com rede entomológica.

Após o registro do comportamento de forrageamento, as abelhas foram coletadas (utilizando rede entomológica), colocadas individualmente em potes plásticos e sacrificadas por congelamento, antes que pudessem transferir os grãos de pólen recém coletados para as pernas posteriores. Esse procedimento garantiu que o material obtido da corbícula ou escopa foi coletado em outras fontes de recursos, antes das abelhas chegarem às plantas-iscas. Todas as abelhas foram depositadas no Laboratório de Ecologia e Comportamento de Abelhas-UFU. Os representantes de *Xylocopa* e *Euglossa* foram capturados, marcados com etiquetas de papel coladas no tórax e por meio da remoção dos dois últimos segmentos de um dos tarsos. Posteriormente, eles foram soltos para evitar o sacrifício de abelhas que poderiam estar nidificando em ninhos-armadilhas na área de estudo, como parte de outro experimento.

Para verificar se o esforço de amostragem foi satisfatório para a observação da comunidade de visitantes florais do consórcio, foi construída uma curva de extrapolação com base nas amostras (dia de observação), usando o programa Estimates 9.1.0 (Colwell 2013). A curva de extrapolação permite a estimativa do número de espécie esperado quando a amostragem alcança a assíntota (Colwell 2013).

A priori foi verificado se a abundância e a riqueza estavam correlacionadas entre si usando teste de Correlação de Spearman para cada cultivo separadamente. Essas variáveis não

estiveram correlacionadas (*C. moschata*:  $r_s = -0,469$ ;  $p > 0,05$ ; *S. melongena*:  $r_s = 0,218$ ,  $p > 0,05$ ;  $n=12$ ) e, por isso, foram avaliadas separadamente

O grau de compartilhamento dos visitantes florais entre os cultivos foi dado pela Porcentagem de Similaridade [ $PS = \Sigma$  (da menor porcentagem de espécie de abelha em cada cultivo)] (Brower et al. 1997). Este índice é conhecido também como índice de Renkonen e varia de 0 (quando as comunidades são completamente diferentes) e 100% (todas as espécies ocorreram em ambos os cultivos e nas mesmas porcentagens).

## 2.4. Análise polínica: nicho alimentar das abelhas e tamanho corporal

As abelhas foram levadas para o laboratório onde as cargas polínicas presentes nas pernas posteriores foram removidas e armazenadas em tubos Falcon contendo 2 mL de etanol a 70%. Foram analisadas de 4 a 6 cargas polínicas pertencentes a espécies de abelhas para as quais foram obtidas pelo menos quatro amostras (5 espécies/28 amostras).

As amostras foram acetolizadas (Erdtman 1960) e três lâminas foram preparadas para cada uma delas. Essas lâminas foram depositadas na coleção do Laboratório de Ecologia e Comportamento de Abelhas - UFU. Os grãos de pólen foram identificados com base na literatura (Salgado-Labouriau 1973; Roubik e Moreno 1991), banco de dados de imagens de grãos de pólen (Bastos et al 2008), coleção de lâminas de grãos de pólen (Funed-Pol) disponível na rede speciesLink (<http://www.splink.org.br>) e por comparação com os espécimes catalogados como material de referência no Laboratório de Morfologia Vegetal, Microscopia e Imagem - Universidade Federal de Uberlândia.

Para quantificar a abundância dos grãos de pólen, em cada carga polínica, a lamínula foi dividida em quatro quadrantes nos quais foram contabilizados aproximadamente 100 grãos de pólen (total de 400 grãos de pólen/lâmina e 1200 grãos de pólen/amostra) (Vilhena et al 2012). Para os quadrantes que apresentaram um número inferior de grãos de pólen, todos foram contabilizados (total de grãos contabilizados= 19331). Após a análise quantitativa, as fontes de pólen que apresentaram abundância relativa inferior a 3%, em cada amostra, foram excluídas por serem consideradas contaminantes ou fontes apenas de néctar. Para essa análise foi utilizada uma ampliação de 200  $\times$ .

A partir da contabilização das fontes de pólen foi verificado se havia diferença entre as contribuições das fontes de pólen provenientes do consórcio (*C. moschata* e *S. melongena*) e da área de entorno. Para essa análise foi utilizado o teste de qui-quadrado, para cada espécie de abelha separadamente (Zar 2010).

Para cada espécie foi calculada a amplitude do nicho alimentar, usando o índice de Shannon-Wiener [ $H' = - \sum (p_k \times \ln \text{ of } p_k)$ ], no qual  $p_k$  representa a proporção de fontes de pólen em cada amostra] (Camillo e Garófalo 1989). Possíveis diferenças na amplitude do nicho alimentar entre as espécies, analisadas par a par, foram avaliadas utilizando o teste t de Hutcheson para uma amostra. As análises foram realizadas utilizando o programa PAST 2.13 (Hammer et al., 2001).

O tamanho do corpo das abelhas foi determinado a partir de medições da largura da cabeça (média  $\pm$  SD em milímetros) (Bosch e Vicens 2002) usando fotografias e ImageJ 1,44 software (Ferreira e Rasband 2010-2011). Foram medidos cinco indivíduos de cada espécie (n= 20 fêmeas).

## **2.5. Rede de interações: robustez do sistema a remoção sistemática de espécies**

A construção da rede de interações foi realizada utilizando os dados obtidos por meio da análise polínica de amostras. A rede de interações foi construída a partir uma matriz de adjacência, na qual as células foram preenchidas com o número de grãos de pólen contados para cada espécie de abelha. As espécies de abelhas foram dispostas nas linhas e os tipos polínicos nas colunas.

A robustez da rede de interações (dada por Robustez: R) foi determinada a partir da remoção de alguns componentes da comunidade, de acordo com diferentes critérios. Inicialmente foram simuladas remoções aleatórias de qualquer componente do sistema composto por: 1) todas as espécies de abelhas, pelos cultivos em consórcio e as plantas do entorno (sistema completo); 2 ) um único cultivo (*C. moschata* ou *S. melongena*) e as plantas do entorno; 3) remoção da principal fonte de pólen do entorno (isto é, aquela usada pela maior parte das abelhas). Posteriormente, foram simuladas as remoções das abelhas por ordem decrescente de tamanho corporal e de abundância.

No primeiro cenário, foi avaliada a robustez do sistema mais complexo. Em um agroecossistema é esperado que as abelhas utilizem tanto os cultivos quanto as plantas do entorno como fontes de recursos, de acordo com as suas necessidades específicas e as adaptações morfológicas (Kremen et al. 2002; Klein et al. 2007). Este cenário foi considerado como o ponto de referência para comparações com as outras condições.

No segundo cenário, foi avaliado o efeito do consórcio dos cultivos na estrutura da rede de interações. Espera-se que *C. moschata* e *S. melongena*, quando cultivadas simultaneamente, apresentem maior potencial de atração de polinizadores resultante da maior



oferta de recursos concentrados em uma mesma área. Além disso, os dois cultivos juntos são capazes de oferecer recursos complementares, pólen e néctar, em flores com morfologias distintas (Serra e Campos 2010; Patrício et al. 2014). Isso poderia aumentar a diversidade de abelhas capazes de explorar o sistema.

No terceiro cenário foi avaliada a importância da principal fonte de recurso presente no entorno do consórcio. Foi considerada como fonte mais importante aquela compartilhada pelo maior número de espécies de abelhas.

No último cenário foi simulado o efeito da redução das abelhas nos cultivos. De forma geral, tem-se observado um declínio desses polinizadores em áreas cultivadas, como resultado de práticas agrícolas não sustentáveis e redução da área do entorno (Kremen et al. 2002). É provável que essas práticas não atinjam as espécies de abelhas de forma similar. As abelhas maiores e as espécies mais abundantes seriam menos susceptíveis a redução local de fontes de recursos. Isso porque as abelhas com maior tamanho corporal, teoricamente, são capazes de voar em distâncias maiores (Greenleaf et al. 2007) e, conseqüentemente, explorarem uma área maior quando comparadas as abelhas de menor porte. Já as espécies mais abundantes conseguem obter uma parcela desproporcional dos recursos florais (Smith e Knapp 2003).

A robustez (R) é um índice que varia entre 0 e 1. Valores próximo a 0 indicam um sistema frágil, no qual a extinção de um pequeno número de espécies pode levar a um grande número de co-extinções. Já valores próximos a 1, representam sistemas mais robustos, nos quais a remoção de um grande número de espécies resulta em um pequeno número de co-extinções (Dormann e Gruber 2012). Essa análise foi realizada utilizando o pacote Bipartite-R para funções `second.extinction` e `robustness`. Para comparar os valores observados de R com o valor médio obtido a partir de 100 modelos nulos foi utilizado o teste t de uma amostra (Zar 2010). Os modelos nulos foram criados usando o método da função de modelo nulo = 3 do pacote Bipartite-R (Dormann e Gruber 2012).

### 3. Resultados

#### 3.1. Uso das plantas-iscas como fontes de pólen e néctar pelas abelhas

Foram coletadas 723 abelhas (*C. moschata*: 557 abelhas e *S. melongena*: 166 abelhas) pertencentes a 14 clados (*C. moschata*: 12 clados e *S. melongena*: nove clados) (Tabela I). *Cucurbita moschata* foi visitada por um número maior de abelhas, quando comparada com *S. melongena* (U= 131,00; p<0,005; n=12). Porém, não houve diferença na riqueza de visitantes

entre os dois cultivos ( $U=92,00$ ;  $p>0,05$ ;  $n=12$ ). A análise de extrapolação (Figura 1) mostrou que a amostragem foi satisfatória, pois foram amostradas  $93,12\%$  ( $13,96 \pm 1,47$ ) e  $81,15\%$  ( $11,09 \pm 2,61$ ) das espécies de abelhas estimadas para os cultivos de *C. moschata* e *S. melongena*, respectivamente.

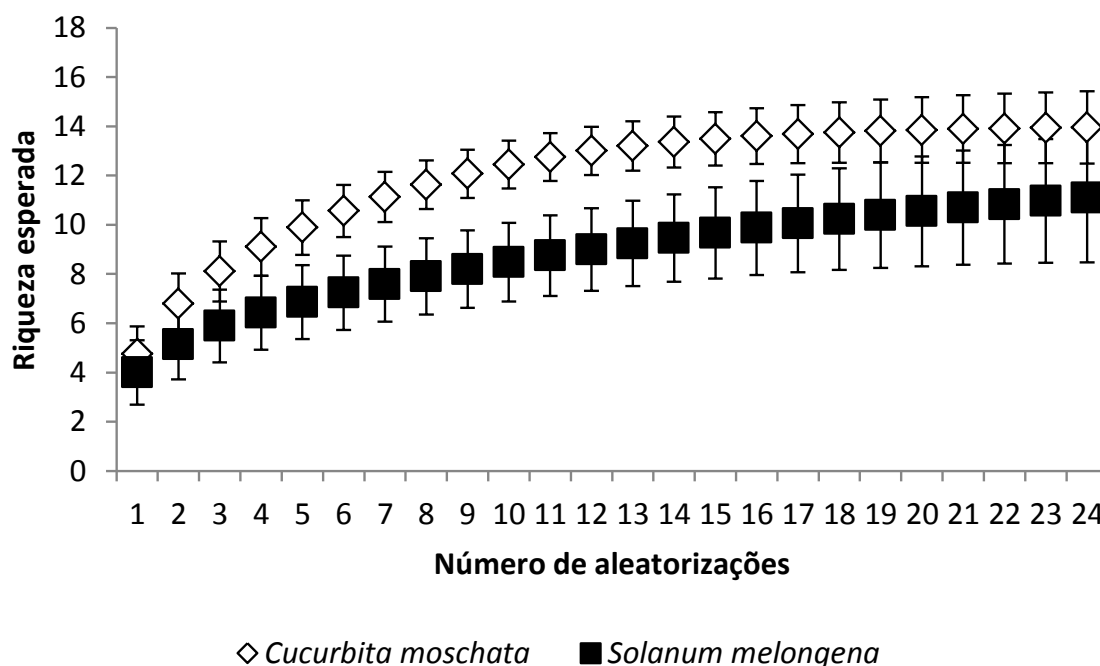


Figura 1. Estimativa do número de espécies de abelhas esperadas em cada cultivo, *Cucurbita moschata* e *Solanum melongena*.

A similaridade entre as comunidades de visitantes florais dos cultivos foi baixa ( $PS=13,08\%$ ). Apenas sete grupos de abelhas ( $50,00\%$ ) visitaram ambos os cultivos. As espécies mais abundantes foram *Trigona spinipes* (Fabricius) ( $24,07\%$ ), *Trigona hyalinata* (Lepeletier) ( $22,41\%$ ), *Apis mellifera* Linnaeus ( $21,85\%$ ), *Paratrigona lineata* (Lepeletier) ( $12,72\%$ ) e *Exomalopsis (Exomalopsis) analis* Spinola ( $11,89\%$ ). Os demais grupos apresentaram abundância relativa inferior a  $10\%$  ( $n=9$  clados) (Tabela I).

As flores de *C. moschata* foram utilizadas, pelas abelhas, para a coleta exclusiva de néctar ( $86,00\%$ ), exclusiva de pólen ( $9,87\%$ ), ou de pólen e néctar em uma mesma flor ( $4,13\%$ ). Apenas as abelhas de maior porte, dos grupos Apini, Euglossini e *Xylocopa* ( $27,83\%$ ), obrigatoriamente tocaram as estruturas reprodutivas das flores masculinas e femininas, ao coletarem néctar, podendo ser consideradas potenciais polinizadoras. Já os demais grupos de abelhas de menor porte (*Ceratina* sp., Exomalopsini, Halictinae e

Meliponini) (72,17%), tocaram as estruturas reprodutivas ocasionalmente, ao coletarem esse recurso. Apenas *A. mellifera* e *T. spinipes* exploraram *C. moschata* como fonte de pólen.

Tabela I. Visitantes florais de *Cucurbita moschata* (CM) e *Solanum melongena* (SM) em uma área de Cerrado. AR: abundância relativa. R: Recurso coletado em cada cultivo; P: Pólen; N: Néctar; PNV: Pólen por não vibração; PV: Pólen por vibração.

Abelhas	CM		SM		TOTAL (%)
	AR	R	AR	R	
APINAE					
APINI					
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus	27,29	N/P	3,61	PNV	158 (21,85)
EUGLOSSINI					
<i>Eulaema (Apeulaema) nigrita</i> Lepeletier	0,36	N	-	-	2 (0,28)
EXOMALOPSINI					
<i>Exomalopsis (Exomalopsis) analis</i> Spinola	0,54	N	50,00	PV	86 (11,89)
<i>Exomalopsis (Exomalopsis) minor</i> Schrottky	-	-	0,60	PV	1 (0,14)
<i>Exomalopsis</i> cfr <i>analis</i> .	-	N	5,42	PV	11 (1,24)
MELIPONINI					
<i>Paratrigona lineata</i> (Lepeletier)	7,00	N	31,93	PNV	92 (12,72)
<i>Trigona hyalinata</i> (Lepeletier)	28,90	N	0,60	PNV	162 (22,41)
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius)	31,06	N/P	0,60	PNV	174 (24,07)
Outros meliponíneos	0,90	N	-	-	5 (0,69)
XYLOCOPINI					
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) grisea</i> Lepeletier	0,18	N	-	-	1 (0,14)
<i>Ceratina</i> sp.	0,36	N	-	-	2 (0,28)
HALICTINAE					
<i>Augochlora</i> spp.	2,69	N	-	-	15 (2,07)
<i>Augochloropsis</i> spp.	0,36	N	6,02	PV	12 (1,66)
<i>Dialictus</i> spp.	0,36	N	1,20	PV	4 (0,55)
<b>TOTAL</b>	557		166		723
<b>NÚMERO DE CLADOS</b>	12		9		14

As flores de *S. melongena* foram exploradas para a coleta de pólen por meio da vibração das anteras (63,25%) ou não (36,75%). Somente espécies de Exomalopsini e Halictinae utilizaram a vibração das anteras para a coleta de pólen. Operárias de *Apis mellifera* removeram os grãos de pólen balançando as anteras durante o voo. Esses dois grupos foram considerados potenciais polinizadores. As operárias de *Trigona* cortaram as anteras com as mandíbulas e removeram os grãos com a glossa. Operárias de *Paratrigona*

*lineata* introduziram a glossa no interior das anteras, removeu os grãos dessa estrutura com as pernas anteriores e os depositaram na parte ventral do tórax. Posteriormente, esses grãos foram removidos e transferidos para a corbícula. Ocasionalmente, os grãos presentes no ventre das abelhas foram depositados nos estigmas. *Apis mellifera* e *P. lineata* foram consideradas polinizadores ocasionais de *S. melongena*.

### 3.2. Nicho alimentar de visitantes das plantas-iscas

Foram analisadas amostras de cargas polínicas pertencentes a: *A. mellifera*, *Ex. analis*, *Exomalopsis cfr. analis*, *P. lineata* e *T. spinipes*. Todas as espécies apresentaram amplitudes de nicho diferentes entre si, exceto *A. mellifera* e *T. spinipes* (de acordo com os testes t de Hucheson;  $p < 0,05$ ). *Paratrigona lineata* apresentou o nicho alimentar mais amplo ( $H' = 1,33$ ), seguida por *A. mellifera* ( $H' = 0,945$ ), *T. spinipes* ( $H' = 0,895$ ), *E. cfr analis* ( $H' = 0,086$ ) e *E. analis* ( $H' = 0,446$ ).

Para todas as espécies estudadas o consórcio contribuiu como maior fonte de pólen do que as plantas do entorno ( $\chi^2_{A. mellifera} = 774,69$ ;  $\chi^2_{Ex. analis} = 2497,03$ ;  $\chi^2_{E. cfr analis} = 1404,58$ ;  $\chi^2_{P. lineata} = 41,08$ ;  $\chi^2_{T. spinipes} = 977,12$ ) (Figura 2). *Apis mellifera*, *P. lineata* e *T. spinipes* utilizaram ambos os cultivos como fontes de pólen, enquanto *E. cfr analis* e *E. analis* exploraram apenas *S. melongena*. Quanto ao número de plantas do entorno usadas, por cada espécie, variou de duas (*A. mellifera* e *E. analis*) a cinco (*E. cfr analis* e *P. lineata*) (Figura 3).

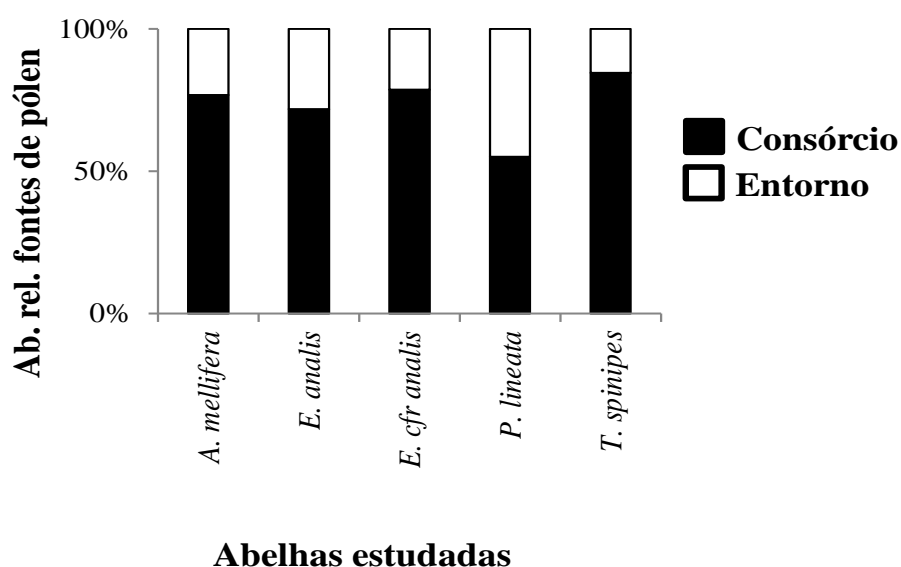


Figura 2. Contribuição do consórcio (*Cucurbita moschata* e *Solanum melongena*) e de plantas do entorno para diferentes clados de abelhas de acordo com abundância relativa das fontes de pólen.

### 3.3. Rede de interações: robustez do sistema à remoção sistemática de espécies

A rede de interações construída foi composta por cinco espécies de abelhas (*A. mellifera*, *E. analis*, *E. cfr analis*, *P. lineata* e *T. spinipes*) e 14 fontes de pólen, pertencentes a 12 famílias botânicas (Figura 3).

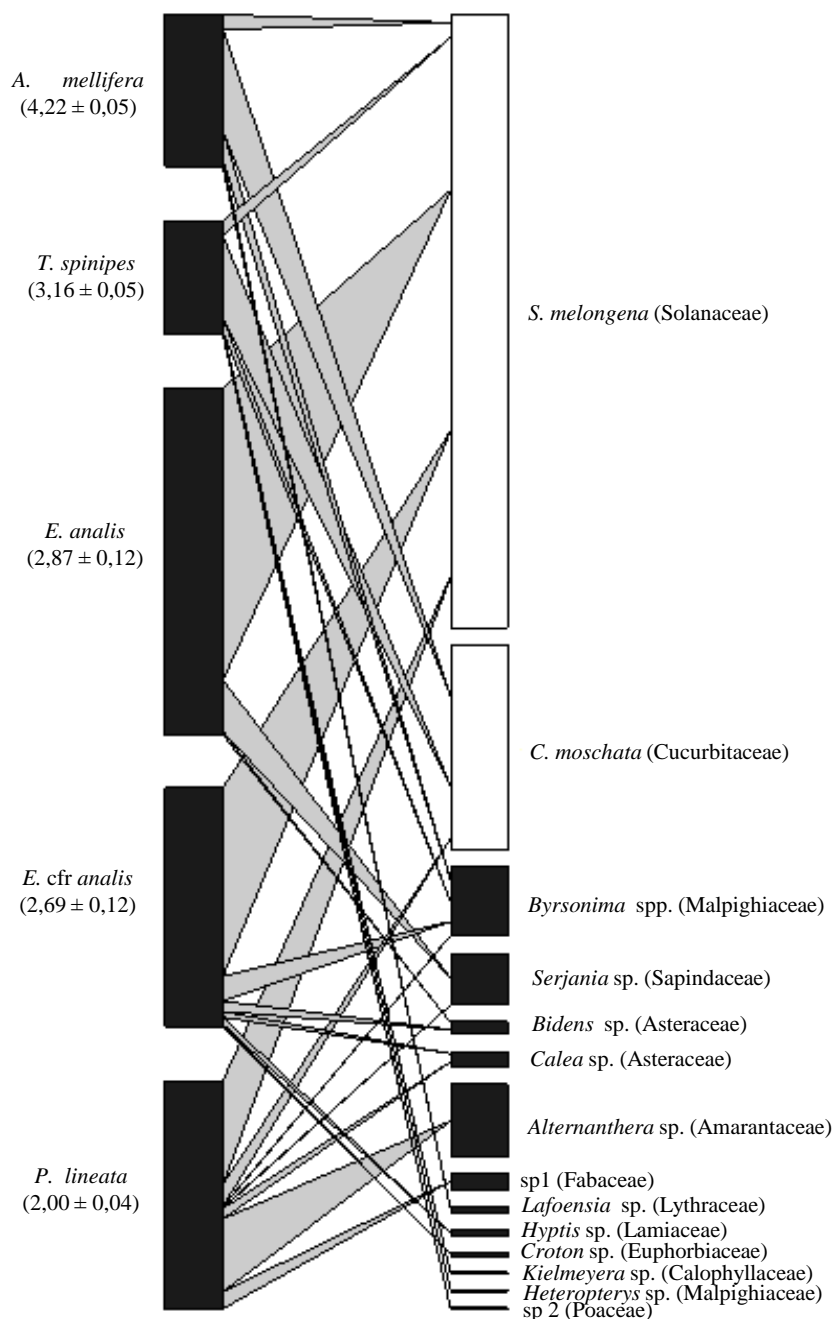


Figura 3. Rede de interação entre as abelhas (à esquerda) e suas fontes de pólen (à direita). Os valores entre parênteses representam a largura da cabeça em milímetros  $\pm$  desvio padrão. A largura das linhas e dos retângulos é proporcional ao número de grãos de pólen contado para cada espécie de abelha. As fontes de pólen das plantas-iscas estão em branco e das plantas do entorno em preto.

O sistema completo (formado por todas as abelhas, cultivos em consórcio e plantas do entorno) apresentou baixa robustez à remoção aleatória de componentes ( $R= 0,471$ ). Todos os sistemas mais simples apresentaram uma robustez menor do que o sistema completo: cenário em que toda a vegetação do entorno fosse removida (Sistema simples 1:  $R= 0,362$ ); remoção do consórcio (Sistema simples 2:  $R= 0,376$  e Sistema simples 3:  $R=0,329$ ); exclusão da principal fonte do entorno (*Byrsonima* spp.) ( $R= 0,402$ ) (Tabela II).

A remoção das abelhas em ordem decrescente de tamanho também resultou na redução da robustez do sistema ( $R= 0,370$ ). Somente a exclusão das abelhas de acordo com a abundância aumentou a robustez da rede de interações ( $R= 0,549$ ) (Tabela II).

Tabela II. Robustez das redes de interações entre abelhas e fontes de pólen de acordo com diferentes cenários de exclusão.

Cenários simulados	Robustez
Sistema completo: Cultivos + Plantas do entorno	0,471*
Sistema simples 1: Cultivos (sem fontes do entorno)	0,362* (↓23,14%)
Sistema simples 2: <i>C. moschata</i> + Fontes do Entono	0,376* (↓ 20,17%)
Sistema simples 3: <i>S. melongena</i> + Plantas do entorno	0,329* (↓ 30,15%)
Remoção da principal fonte do entorno ( <i>Byrsonima</i> spp.)	0,402* (↓14,65%)
Tamanho das abelhas (+→-)	0,370* (↓21,44%)
Abundância das abelhas (+→-)	0,549* (↑16,56%)

\*Índices de robustez foram estatisticamente diferentes dos valores aleatórios com base na análise de modelos nulos e o teste t de uma amostra ( $p < 0,001$ ). ↑: Aumento da robustez do sistema e ↓: redução da robustez do sistema.

## 4. Discussão

### 4.1. Uso das plantas-iscas cultivadas em consórcio como fontes de pólen e néctar para as abelhas

O consórcio atraiu uma grande diversidade de abelhas, que o utilizou para a coleta de néctar e pólen. Considerando o número de plantas e o tempo amostrado, a abundância dos visitantes florais de *C. moschata* e *S. melongena*, no consórcio, foi maior que a observada nos sistemas nos quais foram cultivadas separadamente (Serra e Campos 2010; Patrocínio et al. 2012). Já a riqueza de visitantes florais foi maior para o cultivo de abóbora-menina e semelhante ao de outro estudo para o cultivo de berinjela (Serra e Campos 2010; Patrocínio et

al. 2012). Esses resultados indicam que essas plantas-isca foram eficientes para atração das abelhas de diferentes grupos no agrossistema estudado.

Apesar disso, a similaridade das comunidades de abelhas entre os cultivos foi baixa. Alguns grupos foram muito abundantes nas flores de *C. moschata*, explorando-as principalmente para a coleta de néctar, mas foram pouco frequentes nas flores de *S. melongena*, para a coleta de pólen. Enquanto outros grupos foram muito abundantes no cultivo de berinjela, mas pouco frequentes nas flores de abóbora-menina, usada para a coleta de néctar. Esse padrão pode estar associado às diferenças nas estratégias de forrageamento para néctar e pólen. Em geral, as abelhas são menos especializadas para a coleta de néctar, enquanto, para a coleta de pólen, elas apresentam alto grau de constância floral. Esse mecanismo pode representar uma forma de economia de energia na tentativa de localizar uma nova fonte floral (Thorp 1979; Chittka et al., 1999). Assim, apesar dos grupos de abelhas terem compartilhado a abóbora-menina, como fonte de néctar, eles concentraram o forrageamento por pólen em fontes florais distintas, resultando na redução da sobreposição do uso das fontes florais dentro do consórcio.

Os visitantes florais foram diferentes, entre os dois cultivos, quando se considera o nível de socialidade. *Cucurbita moschata* foi visitada principalmente por espécies altamente eussociais, *A. mellifera* e Meliponini. Enquanto *S. melongena* foi explorada tanto por espécies solitárias ou não eussociais (63%), quanto pelas espécies altamente eussociais (37%). As espécies altamente eussociais possuem colônias numerosas e são capazes de indicar a localização das fontes florais para os outros membros do ninho (Thorp 1979). Por isso, muitas operárias são capazes de explorar uma mesma fonte floral. Essa estratégia de forrageamento pode ter favorecido o maior número de visitantes florais em *C. moschata*. Apesar de algumas espécies de *Exomalopsis* serem consideradas comunais e compartilharem o aprovisionamento larval (Rozen 2011), as fêmeas, que provavelmente vivem em ninhos menos populosos, utilizam marcações químicas das fontes de recursos que são reconhecidas individualmente (Gilbert et al. 2001). De acordo com essa estratégia de forrageamento, espera-se observar um número menor de visitantes nas flores da berinjela, considerando que mais da metade das abelhas amostradas pertencem a *Exomalopsis*.

O cultivo de *C. moschata* foi usado principalmente para a coleta de néctar, enquanto as flores de *S. melongena* foram usadas para a coleta de pólen por vibração e não vibração. Esse é o padrão esperado para ambos os cultivos, de acordo com os dados da literatura (Serra e Campos 2010; Patrocínio et al. 2012). Assim, conforme o esperado, o consórcio foi utilizado

pela comunidade de abelhas para a coleta de pólen e néctar, portanto, as duas espécies vegetais apresentaram papéis funcionais complementares em relação à oferta de recursos.

Os grupos de abelhas diferiram entre si quanto ao seu potencial de polinização dos cultivos, devido ao seu comportamento de forrageamento. Considerando a coleta de néctar, as abelhas de maior porte foram consideradas potenciais polinizadores. Para as espécies de *Cucurbita*, a eficiência de polinização está associada ao tamanho corporal (porte semelhante a *A. mellifera* ou superior), devido ao grande tamanho da corola (Nicodemo et al. 2009; Serra e Campos 2010; Vidal et al. 2010). Já as flores de *S. melongena* foram exploradas para a coleta de pólen utilizando diferentes estratégias. As abelhas que utilizam a vibração para a coleta de pólen foram consideradas potenciais polinizadores desse cultivo, como o sugerido por outros estudos (Montemor e Souza 2009; Patrício et al. 2012).

*Paratrigona lineata* também foi abundante nas flores de berinjela. Há registros da visita frequente dessa espécie de abelha em tomate, cultivo que também apresenta anteras poricidas (Santos et al. 2014). Nesse estudo, *P. lineata* foi considerada um potencial polinizador quando alguns grãos de pólen aderidos à cabeça, durante a coleta de pólen utilizando a glossa, foram posteriormente transferidos para os estigmas. Apesar dessa espécie também ter utilizado a glossa para a remoção de pólen das anteras de *S. melongena*, não houve aderência de grãos na cabeça das fêmeas, como o descrito por Santos et al. (2014). A possível contribuição desse grupo eusocial, para a polinização do cultivo estudado, ocorreu por meio da transferência de grãos de pólen presentes na porção ventral do tórax, comportamento ainda não registrado na literatura.

#### **4.2. Nicho alimentar de visitantes florais: importância da associação de cultivos e plantas do entorno na robustez da rede de interações e influência da abundância e do tamanho corporal das abelhas**

As abelhas utilizaram tanto os cultivos, como as plantas do entorno, para a coleta de pólen, porém as plantas-isca contribuíram em maior proporção. Associado a esse resultado, a análise de robustez da rede de interações mostrou que o sistema completo (formado por todas as abelhas, cultivos em consórcio e plantas do entorno) possui robustez maior do que todos os demais sistemas mais simples, ou seja, aqueles nos quais houve algum tipo de remoção de componentes, exceto a exclusão das abelhas de acordo com a abundância.

Contudo, a robustez da rede de interações do sistema completo foi baixa, indicando um sistema frágil. A fragilidade desse sistema pode estar relacionada ao baixo número de



espécies de abelhas e com a limitação das plantas a apenas um ou dois visitantes florais (78,57%). Assim, nessa rede de interações há pouco compartilhamento de visitantes florais pelas plantas e pouca sobreposição do nicho alimentar entre as abelhas, o que favorece um grande número de co-extinções pela remoção de poucas espécies da comunidade (Memmott et al. 2004).

A simplificação do agrossistema, promovida pela remoção de fontes de pólen, resultou na redução da robustez da rede de interações, quando comparada com a do sistema completo para todos os cenários avaliados. O cenário, no qual houve apenas a manutenção dos cultivos, simulou o que geralmente ocorre nas áreas cultivadas, isto é, a remoção da vegetação natural e a intensificação da agricultura. Estudos tem mostrado uma relação positiva entre a presença de áreas naturais no entorno, a diversidade de polinizadores, e a estabilidade dos serviços de polinização (Kremen et al. 2002; Klein et al. 2003; Garibaldi et al. 2011).

O isolamento das fontes importantes de recursos florais e de locais adequados de nidificação, geralmente presentes nas áreas naturais, é um fator-chave na promoção do declínio da diversidade de abelhas, o que pode comprometer a produção agrícola (Kremen et al. 2002). Nesse sentido, o nosso resultado corrobora a importância da manutenção das áreas naturais do entorno dos cultivos como fator relevante para a manutenção dos serviços de polinização, por meio da estabilidade da rede de interações estabelecida pelos polinizadores dos cultivos.

A dissociação do consórcio dos cultivos, isto é, a presença de apenas algumas das hortaliças associada às plantas do entorno, também promoveu a redução na robustez do sistema. Os dois cultivos escolhidos apresentam características florais diferentes e oferecem recursos alimentares complementares (néctar e pólen) (Serra e Campos 2010; Patrocínio et al. 2012). A diversidade pode melhorar o funcionamento ecológico do sistema, quando as espécies são funcionalmente complementares, isto é, partilham apenas uma parcela do seu nicho (Tscharntke et al 2005). Nesse contexto, o resultado obtido pela análise de redes e a baixa similaridade entre as comunidades de abelhas visitantes dos dois cultivos indicam que o consórcio dessas hortaliças melhora o serviço ecossistêmico estudado.

*Byrsonima* spp. foi considerada a fonte de pólen da área de entorno mais importante, por ter sido compartilhada pela maioria das abelhas. A exclusão dessa fonte polínica promoveu a redução da robustez do sistema. As espécies de *Byrsonima* são importantes fontes de óleo e pólen para diversos grupos de abelhas coletoras de óleo (os principais visitantes florais), porém, outros grupos, como *A. mellifera*, *Exomalopsis*, *P. lineata* e *Trigona* também

as exploram para a coleta de pólen (Teixeira e Machado 2000; Benezar e Pessoni 2006; Costa et al. 2006; Ribeiro et al. 2008; Mendes et al. 2011; Sazan et al. 2014). Assim, as espécies de *Byrsonima* seriam compartilhadas entre as abelhas visitantes florais dos cultivos e outros importantes grupos de polinizadores que forragearam apenas na área do entorno. Um exemplo desses grupos são as abelhas coletoras de óleo que embora tenham nidificado em ninhos-armadilhas (substratos artificiais) próximos aos cultivos, não visitaram o consórcio. Sendo assim, essas espécies poderiam ser consideradas como plantas-chaves para a manutenção do agrossistema como um todo, por constituírem um elo entre as comunidades de abelhas do consórcio e aquelas restritas a área de entorno.

A exclusão das espécies de abelhas em ordem decrescente de tamanho corporal resultou na redução da robustez da rede de interações. As espécies de maior tamanho corporal, teoricamente, poderiam usar uma maior quantidade de fontes de recursos, como resultado da sua maior capacidade de voar e, desse modo, explorar uma área maior do que as espécies menores (Greenleaf et al. 2007). Porém, não houve diferença entre o número médio de fontes de pólen usadas pelas duas maiores espécies (*A. mellifera* e *T. spinipes* = 5 fontes de pólen) e pelas três menores (*E. analis*, *E. cfr analis* e *P. lineata* = 5,33 fontes de pólen). Por outro lado, a remoção apenas das duas maiores espécies resultou na exclusão de 30% das plantas do sistema. Isso indica que o tamanho corporal é um componente importante para a estrutura da comunidade. Esse resultado indica que abelhas de tamanhos corporais diferentes apresentam papéis funcionais distintos nos serviços de polinização analisados.

Por outro lado, a remoção das abelhas em ordem decrescente de abundância promoveu o aumento da robustez do sistema. Em teoria, as espécies mais abundantes seriam capazes de explorar uma maior parcela das fontes de recursos disponíveis na área, devido ao maior número de indivíduos forrageando (Smith e Knapp 2003). Porém, as espécies menos abundantes, nesse estudo, utilizaram um número maior de fontes de recursos que foram, em sua maioria, compartilhadas entre elas. O maior número de parceiros na rede de interações e a maior sobreposição no uso das fontes de recursos tornam o sistema mais robusto à remoção de componentes (Memmott et al., 2004; Rabelo et al. 2014a), o que poderia explicar o padrão observado.

Assim, a baixa robustez, apresentada por todos os sistemas mais simples, associada ao aumento desse parâmetro a partir da remoção das abelhas baseada na abundância, indica que a instabilidade do sistema está relacionada com concentração do forrageamento em poucas fontes de pólen, especialmente pelas espécies de abelhas mais abundantes.

## 5. Conclusões

A utilização dos consórcios de cultivos de *C. moschata* e *S. melongema*, como plantas-isca é uma técnica viável para o estudo do nicho alimentar e da estrutura da rede de interações da comunidade em agrossistemas. Além disso, a associação das ferramentas de estudo, planta isca, análise polínica e redes de interações ecológicas, permite a avaliação de cenários de extinção, que estão associados às práticas agrícolas.

Dessa forma, os resultados obtidos nesse estudo mostraram que as diferenças florais, entre *C. moschata* e *S. melongema*, promoveram a visita de vários grupos de abelhas que diferiram entre si quanto ao uso das plantas-isca e da vegetação do entorno com fontes de recursos alimentares. Especificamente, as análises de redes de interação mostraram que a associação de cultivos em consórcio e plantas do entorno promoveram um sistema mais robusto às perturbações. Esse resultado indica que a presença das áreas naturais no entorno e dos consórcios agrícolas são importantes para garantir, além da produtividade pela presença dos polinizadores, a robustez das interações da comunidade.

## Agradecimentos

Os autores agradecem ao Dr. Paulo Eugenio Oliveira pelas condições oferecidas pelo laboratório e acesso a coleção de referência de laminários de plantas das áreas de estudo; aos funcionários da Estação Experimental Água Limpa pelas condições oferecidas para a coleta dos dados; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo financiamento deste estudo. SC Augusto recebeu bolsas de pesquisa do CNPq (307222 / 2012-8), e LS Rabelo recebeu uma bolsa da CAPES.

## Referências

- Bastos, E. M. A. F, Thiago, P. S. S., Santana, R. M, Travassos, A. (2008) Banco de imagens de grãos de pólen: mais de 130 espécies de plantas apícolas. (CD-ROM).
- Batalha, M. A., Matovani, W. (2000) Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Rev. Brasil. Biol.* 60, 129-145

- Benezar, R. M. C., Pessoni, L. A. (2006) Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. *Acta Amaz.* 36, 159- 168
- Biesmeijer, J. C., Richter, J. A. P., Smeets, M. J. A. P., Sommeijer, M. J. (1999) Niche differentiation in nectar-collecting stingless bees: the influence of morphology, floral choice and interference competition. *Ecol. Entomol.* 24, 380-388
- Bosch, J., Vicens, N. (2002) Body size as an estimator of production costs in a solitary bee. *Ecol. Entomol.* 27, 129-137
- Bradbeer, N. (2009) Bees and their role in forest livelihoods: a guide to the services provided by bees and the sustainable harvesting, processing and marketing of their products. Em: *FAO Non-wood forest products* (nº 19). Roma: FAO
- Brower, J. E., Zar, J. H., von Ende, C. N. (1997) *Field laboratory methods for general ecology*. 4ª ed. EUA: Wm. C. Brown Publishers.
- Buchmann, S. L. (1978) A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *J. theor. biol.* 72, 639-657
- Camillo, E., Garófalo, C. A. (1989) Analysis of the niche of two sympatric species of *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in southeastern Brazil. *J Trop Ecol.* 5, 81-92
- Cane, J. H., Sipes, S. (2006) Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and revised lexicon for oligolecty. Em: *Waser NM, Ollerton, J, editors. Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago: University of Chicago Press, 99-122
- Cardoso, M. O., Boher, B., Ávila, A. C., Assis, L. A. G. (2001) Doenças das Cucurbitáceas no Estado do Amazonas. Em: *Circular Técnica 9*. ISSN 1517-2449. Manaus, AM, 1-14
- Carvalho, A. M. C., Oliveira, P. E. A. M. (2010) Estrutura da guilda de abelhas visitantes de *Matayba guianensis* Aubl. (Sapindaceae) em vegetação do Cerrado. *Oecol. Aust.* 14, 40-66
- Colwell, R. K. (2013) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 9. URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>
- Costa, C. B. N., Costa, J. A. S., Ramalho, M. (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil *Revista Brasil. Bot.*, 29, 103-114.
- Chittka, L, Thomson, J.D., Waser, N. M. (1999) Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86, 361-377

- Dormann, C. F., Gruber, B. (2012) Package “bipartite”: Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices.
- Erdtman, G. (1960) The acetolized method. A revised description, *Svensk Bot. Tidskr.* 54, 561-564
- Ferreira, T., Rasband, W. (2010-2011) The ImageJ User Guide IJ 1.45m. Disponível em <http://imagej.nih.gov/ij/docs/user-guide.pdf> (acessado em 15 de janeiro 2015)
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Greenleaf, S. S., Holzschuh, A., Isaacs, R., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L. A., Potts, S. G., Ricketts, T. H., Szentgyörgyi, H., Viana, B. F., Westphal, C., Winfree, R.; Klein, A. M. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol. Lett.* 14, 1062–1072
- Gilbert, F., Azmeh, S., Barnard, C., Behnke, J., Collins, S.A., Hurst, J., Shuker, D., The Behavioural Ecology Field Course. (2001) *Animal Behaviour*. 61, 217–229
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*. 153, 589-596
- Hammer, Ø, Haper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron*. 4, 9pp
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T. (2003) Bee pollination and fruit set of *coffea arabica* and *C. canephora* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 90, 153–157
- Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops, *Proc. R Soc. B Biol. Sci.* 274, 303-313
- Kremen, C., Williams, N. M., Thorp, R. W. (2002) Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Ecology*. 99, 16812-16816
- Memmott, J., Waser, N. M., Price, M. V. (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. Biol. Sci.* 271: 2605–2611
- Mendes, F. N., Rêgo, M. M. C., Albuquerque, P. M. C. (2011) Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota Neotrop.* 11, 103-115
- Menezes, G. B., Gonçalves-Esteves, V., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C., Gaglianone, M. C. (2012) Nesting and use of pollen resources by *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae) in

- Atlantic Forest areas (Rio de Janeiro, Brazil) in different stages of regeneration. *Rev Bras Entomol.* 56, 86–94
- Michener, C.D. (2007). *The bees of the world* 2<sup>a</sup> ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 4-5
- Montemor, K. A., Souza, D. T. M. (2009) Biodiversidade de polinizadores e biologia floral em cultura de berinjela (*Solanum melongena*). *Zootecnia Trop.* 27, 97-103
- Neto, P. L. (2008) Levantamento planimétrico nº 36.243, prefeitura de Uberlândia, Minas Gerais
- Nicodemo, D., Couto, R. H. N., Malheiros, E. B., Jong, D. (2009) Honey bee as an effective pollinating agent of pumpkin. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)*, 66, 476-480
- Nogueira-Ferreira, F. H., Augusto, S. C. (2007) Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eussociais em uma área de Cerrado. *Biosci. J.* 23, 45-51
- Patrício, G. B., Grisolia, B. B., Desuó, I. C., Montagnana, P. C., Brocanelli, F. G., Gomig, F. G., Campos, M. J. O. (2012) The importance of bees for eggplant cultivations (Hymenoptera: Apidae, Andrenidae, Halictidae) *Sociobiology* 59, 1037-1052
- Rabelo, L. S., Vilhena, A. M. G. F., Bastos, E. M. A. F., Aguiar, C. M. L., Augusto, S. C. (2014a) Oil-collecting bee–flower interaction network: do bee size and anther type influence the use of pollen sources? *Apidologie* 46, 465-477
- Rabelo, L. S., Vilhena, A. M. G. F., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C. (2014b) Differentiated use of pollen sources by two sympatric species of oil-collecting bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Nat. Hist.* 48, 1595-1609
- Ribeiro, E. K. M. D., Rêgo, M. M. C., Machado, I. C. S. (2008). Cargas polínicas de abelhas polinizadoras de *Byrsonima chrysophylla* Kunth. (Malpighiaceae): fidelidade e fontes alternativas de recursos florais. *Acta bot. bras.* 22, 165-171
- Richards, A. J. (2001) Does low biodiversity resulting from modern agricultural practice affect crop pollination and yield? *Annals of Botany* 88, 165-172
- Romano, C. M., Stumpf, E. R. T., Barbieri, R. L., Bevilaqua, G. A. P., Rodrigues, W. F. (2008) Polinização manual em abóboras. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 26 p.
- Rosa, R., Lima, S. C., Assunção, W. L. (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia. *Sociedade e Natureza* 5, 98-101
- Roubik, D.W., Moreno, J. E. (1991) *The pollen and spores of Barro Colorado Island*. St Louis (Missouri): Missouri Botanical Garden, 268p.

- Rozen, J. G. (2011) Immatures of Exomalopsine bees with notes on nesting biology and a tribal key to mature larvae of noncorbiculate, nonparasitic Apinae (Hymenoptera: Apidae). *Am. Mus. Novit.* 3726, 1-52.
- Salgado-Labouriau, M. L. (1973) Contribuição à palinologia dos Cerrados. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 291p.
- Santos, A. O. R., Bartelli, B. F., Nogueira-Ferreira, F. H. (2014) Potential pollinators of tomato, *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae), in open crops and the effect of a solitary bee in fruit set and quality. *J. Econ. Entomol.* 107, 987-994
- 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. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 86, 347-357
- Serra, B. D. V., Campos, L. A. O. (2010) Polinização Entomófila de Abobrinha, *Cucurbita moschata* (Cucurbitaceae). *Neotropical Entomology* 39, 153-159
- Sipes, S. D., Tepedino, V. J. (2000). Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: Diadasiinae). *Biol J Linnean Soc.* 86, 487–505.
- Smith, M. D., Knapp, A. K. (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters* 6, 509–517
- Souza, V. C., Lorenzi, H. (2005) Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 640p.
- Teixeira, L. A. G., Machado, I. C. (2000) Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae), *Acta Bot. Bras.* 15, 1-12
- Thorp, R. W. (1979) Structural, behavioural, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Ann Missouri Bot Gard.* 66, 788–812
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857–874
- Vidal, M. G., Jong, D., Wien, H. C., Morse, R. G. (2010) Pollination and fruit set in pumpkin (*Cucurbita pepo*) by honey bees. *Revista Brasil. Bot.* 33, 107-113
- Vilhena, A. M. G. F., Rabelo, L. S., Bastos, E. M. A. F., Augusto, S. C. (2012) Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. *Apidologie* 43, 51-62

- Waser, N. M., Ollerton, J. (2006) Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. Chicago: The University of Chicago Press, 488p.
- Yamamoto, M., Silva, C. I., Augusto, S. C., Barbosa, A. A. A., Oliveira, P. E. (2012) The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. *Apidologie*. 43, 515–526
- Zar, J. H. (2010) Biostatistical analysis. 5<sup>a</sup> ed. New Jersey: Imprensa Upper Saddle River, Prentice Hall. 946p



## 7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A associação do uso de planta-iscas, análise polínica e redes de interações permitiu o estudo do nicho alimentar e das interações estabelecidas entre diferentes grupos de abelhas e plantas, em dois sistemas com características específicas distintas. Independentemente do sistema estudado, reservas naturais de Cerrado ou agrossistema, foi possível observar alguns padrões no uso de recursos florais pelas abelhas e na estrutura das redes de interações.

### A. Comportamento de forrageamento nas plantas-iscas e contribuição para a polinização

Considerando as diferenças morfológicas e comportamentais que influenciam o uso das fontes florais, o comportamento de coleta de recursos florais nas plantas-iscas esteve associado aos grupos de abelhas. Assim, estes grupos apresentaram contribuições distintas para a polinização das plantas-iscas.

No sistema *Byrsonima*/abelhas coletoras de óleo, as espécies de *Centris* e *Epicharis* exploraram as plantas-iscas para a coleta de pólen, por vibração, e óleo, em visitas que podem contribuir para polinização dessas espécies de Malpighiaceae. Já Tapinotaspidini e *Tetrapedia* as exploraram principalmente para a coleta de óleo, sem contribuir para a reprodução dessas plantas.

No agrossistema, as abelhas visitaram *Cucurbita moschata* principalmente para a coleta de néctar e apenas as espécies de maior porte (tamanho corporal similar a *Apis mellifera* ou superior), devem contribuir para a polinização do cultivo. Já as flores de *Solanum melongena* foram exploradas para a coleta de pólen, por grupos capazes de usar a vibração das anteras, os quais são considerados potenciais polinizadores. Além disso, outros grupos utilizaram diferentes estratégias de forrageamento que não contribuíram efetivamente para a polinização desse cultivo.

### B. Importância das espécies de *Byrsonima* no nicho alimentar das abelhas e na estrutura das redes de interações

Espécies de *Byrsonima* foram importantes fontes de pólen, baseado nas análises polínicas, tanto para as abelhas coletoras de óleo e *E. fulvofasciata*, as quais foram amostradas

nos sistemas naturais, como para abelhas eussociais (*A. mellifera*, *Trigona spinipes* e *Paratrigona lineata*) e *Exomalopsis* cfr. *analís* no agrossistema, utilizando *C. moschata* e *S. melongena*, cultivadas em consórcio, como plantas-isca.

A obtenção de resultados similares em sistemas amostrados utilizando plantas-isca diferentes indica que não houve uma superestimação da importância de *Byrsonima* como fonte de pólen, devido ao seu uso como planta-isca.

Além disso, as simulações da remoção de *Byrsonima*, nas redes de interações compostas pelas abelhas coletoras de óleo/ fontes de pólen, em áreas naturais, e pelas abelhas visitantes do consórcio/fontes de pólen do agrossistema, promoveram a redução da robustez das comunidades. Esses resultados indicam que essas plantas são importantes para a manutenção da estrutura das interações nas comunidades. Portanto, ações de manejo e conservação podem ser estabelecidas visando à manutenção e o incremento de *Byrsonima* spp. nas áreas naturais e no entorno de cultivos. Essa prática poderia ser considerada como uma estratégia de enriquecimento da qualidade ambiental para diferentes grupos de abelhas que compartilham essas plantas como fontes de recursos.

### **C. Parâmetros que influenciaram a robustez das redes de interações abelhas-plantas**

Os sistemas naturais foram considerados mais robustos ( $R_1 = 0,649$  e  $R_2 = 0,716$ ) do que o agrossistema ( $R = 0,471$ ). Estes resultados indicam que a redução da área natural associada a outras práticas agrícolas afeta a estrutura da rede de interações, mesmo em sistemas nos quais há manutenção de uma parte das plantas do entorno.

Em ambos os sistemas estudados, a robustez das redes de interações foi influenciada pelos mesmos parâmetros e de forma semelhante. Por exemplo, a simulação da exclusão das abelhas, em ordem decrescente de abundância, promoveu o aumento da robustez nos dois sistemas. Já a remoção das abelhas, por ordem decrescente de tamanho corporal, resultou na diminuição da robustez. Estes resultados indicam que, independentemente do sistema estudado, as espécies de abelhas de tamanho corporal e abundância distintos apresentam contribuições diferentes para a manutenção da estrutura das interações.

Além disso, foi possível simular cenários de extinções associados a práticas agrícolas não sustentáveis, que intensificam a fragmentação do habitat e a simplificação dos agrossistemas. As análises mostraram que a associação de cultivos em consórcio com fontes do entorno promoveram um sistema mais robusto às perturbações. Esse resultado sugere que a maior complexidade do agrossistema contribuiu para a estabilidade das interações quanto à

remoção de espécies. Portanto, o estudo de outros consórcios, compostos de cultivos que são compartilhados por grupos de abelhas não amostradas nesse estudo, podem contribuir com novas informações a respeito do potencial desses sistemas como estratégias de conservação das interações abelhas-plantas.

Os resultados obtidos mostraram também que a presença da vegetação natural nos agrossistemas favorece, não somente a diversidade de abelhas, mas a manutenção da estrutura das redes de interações. Nesse contexto, a preservação das áreas naturais deveria ser uma prioridade nos agrossistemas, devido ao seu impacto nas interações que são responsáveis pela manutenção dos serviços de polinização e pela reprodução das plantas nativas.

Considerando o exposto acima, o presente estudo contribuiu com um maior entendimento das interações abelhas-plantas em reservas naturais de Cerrado e áreas cultivadas. As informações sobre os comportamentos de forrageamento e nicho alimentar, associada às simulações de possíveis cenários de extinções, podem ser usadas como subsídio para ações de conservação e manejo dos polinizadores.

## ANEXOS

### **Anexo A: Grãos de pólen – Prancha 1**

Tipos polínicos presentes nas cargas polínicas de abelhas coletoras de óleo em duas áreas de preservação permanentes de Cerrado (EEP: Estação Ecológica do Panga - MG e PESCAN: Parque Estadual da Serra de Caldas Novas - GO).

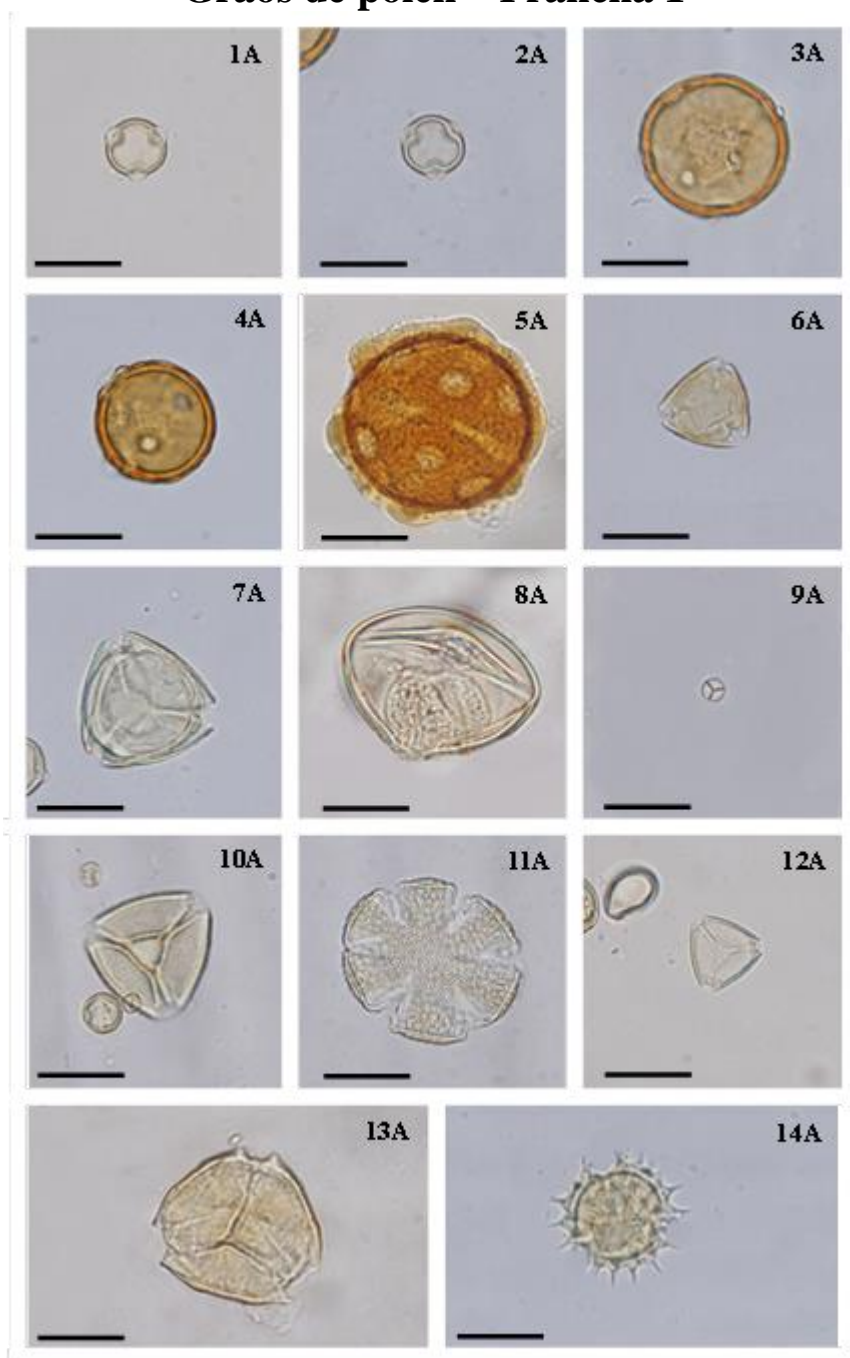
### **Anexo B: Grãos de pólen – Prancha 2**

Tipos polínicos presentes nas cargas polínicas de *Exomalopsis fulvofasciata* em duas áreas de preservação permanentes de Cerrado (EEP: Estação Ecológica do Panga - MG e PESCAN: Parque Estadual da Serra de Caldas Novas - GO).

### **Anexo C: Grãos de pólen – Pranchas 3 e 4**

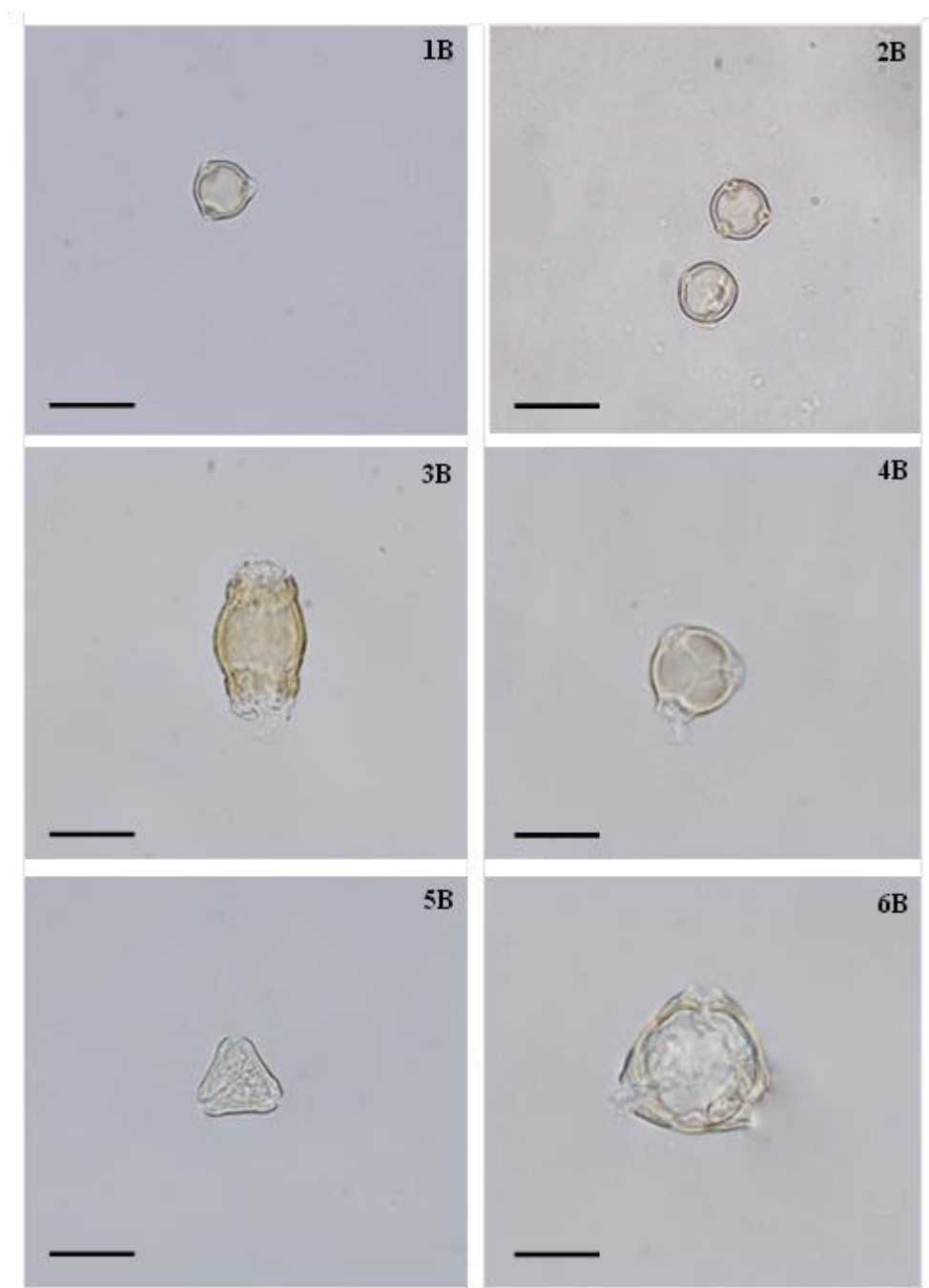
Tipos polínicos presentes nas cargas polínicas de visitantes florais do consórcio experimental entre *Cucurbita moschata* (abóbora-menina) e *Solanum melongena* (berinjela).

## Grãos de pólen – Prancha 1



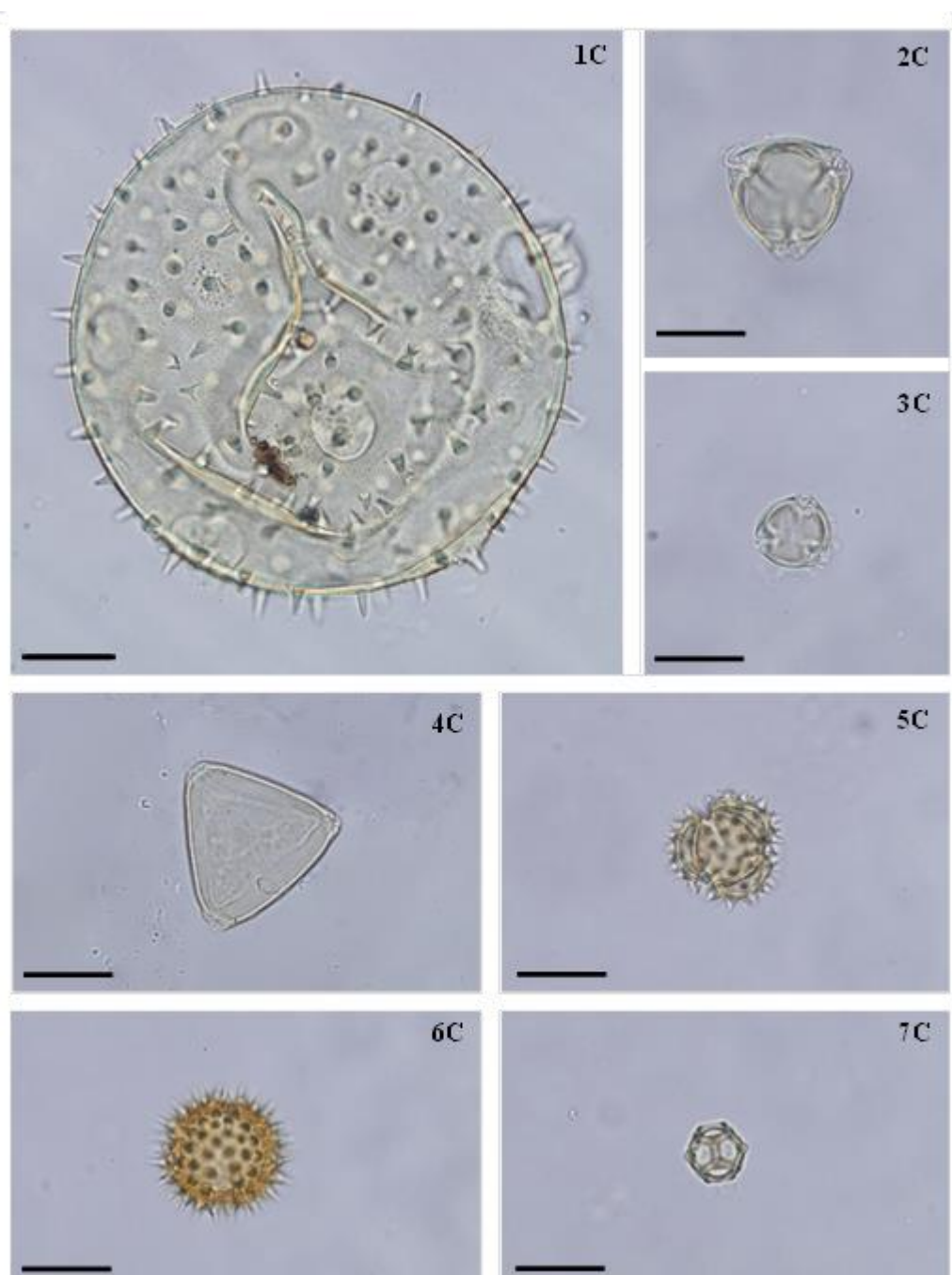
Tipos polínicos presentes nas cargas polínicas de abelhas coletoras de óleo em duas áreas de preservação permanentes de Cerrado (EEP: Estação Ecológica do Panga - MG e PESCAN: Parque Estadual da Serra de Caldas Novas - GO). 1A- *Byrsonima intermedia* (EEP); 2A *Byrsonima pachyphylla* (PESCAN); 3A - *Heteropterys* sp. (EEP); 4A-*Heteropterys* sp. (PESCAN); 5A - *Banisteriopsis* sp.; 6A - sp1 (Anacardiaceae); 7A - *Solanum lycocarpum*; 8A - *Lafoensia* sp.; 9A - *Mimosa* sp.; 10A - *Euphorbia* sp.; 11A- *Hyptis* sp.; 12A- sp2 (Myrtaceae); 13A- sp3; 14A- *Bidens* sp. A barra representa 50μm.

## Grãos de pólen – Prancha 2



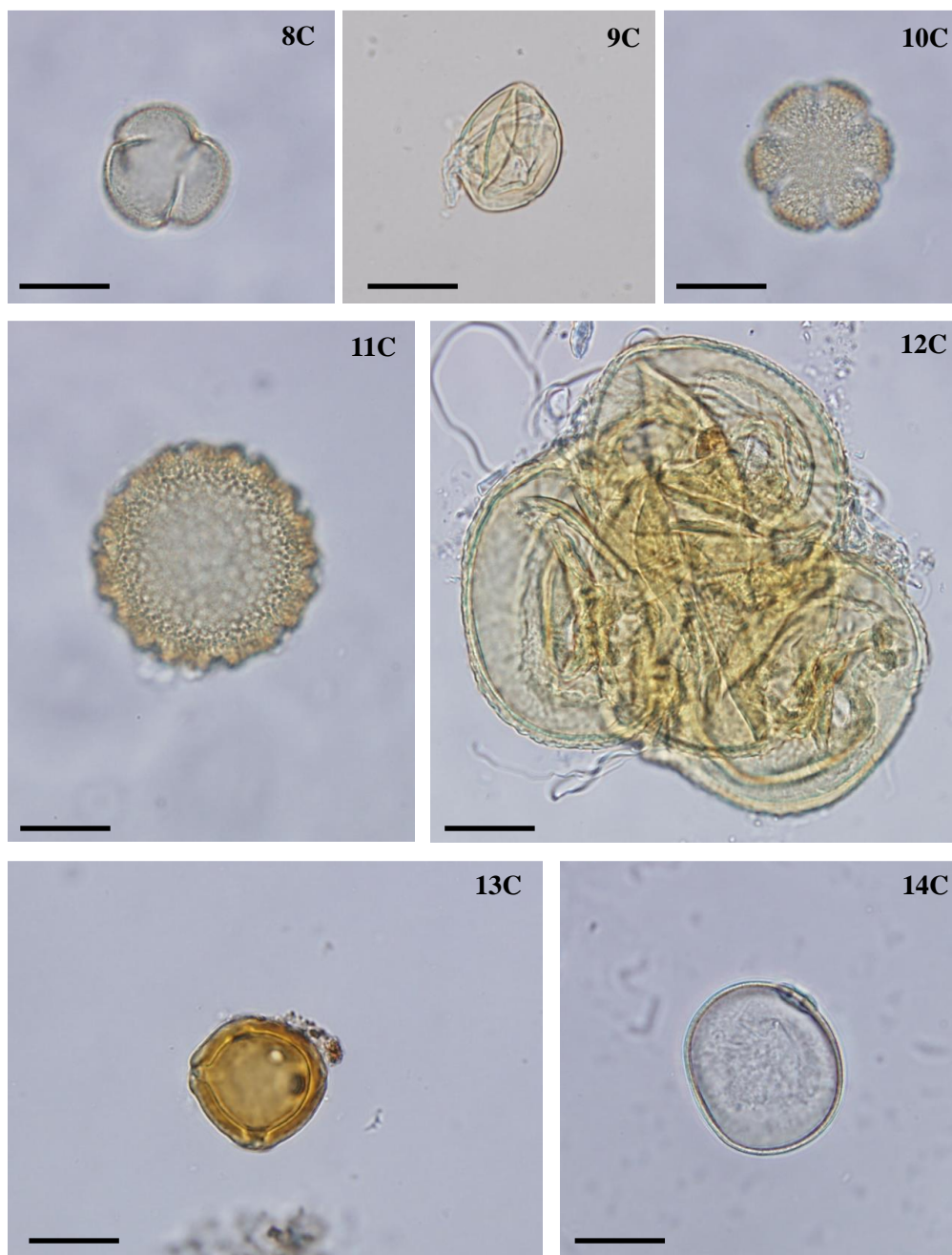
Tipos polínicos presentes nas cargas polínicas de *Exomalopsis fulvofasciata* em duas áreas de preservação permanentes de Cerrado (EEP: Estação Ecológica do Panga - MG e PESCAN: Parque Estadual da Serra de Caldas Novas - GO). 1B- *Byrsonima intermedia* (EEP); 2B- *Byrsonima pachyphylla* (PESCAN); 3B- *Cuphea* sp.; 4B- *Acosmium* sp. (PESCAN); 5B- *Eugenia* sp.; 6B- *Solanum* sp. A barra representa 50μm.

### Grãos de pólen – Prancha 3



Tipos polínicos presentes nas cargas polínicas de visitantes florais do consórcio experimental de *Cucurbita moschata* (abóbora-menina) e *Solanum melongena* (berinjela) em área de Cerrado. 1C- *C. moschata*; 2C- *S. melongena*; 3C- *Byrsonima* sp.; 4C- *Serjania* sp.; 5C- *Bidens* sp.; 6C- *Calea* sp.; 7C- *Alternanthera* sp. A barra representa 50µm.

## Grãos de pólen – Prancha 4



Tipos polínicos presentes nas cargas polínicas de visitantes florais do consórcio experimental entre *Cucurbita moschata* (abóbora-menina) e *Solanum melongena* (berinjela) em área de Cerrado. 8C- sp 1 (Fabaceae); 9C- *Lafoensia* sp.; 10C- *Hyptis* sp.; 11C- *Croton* sp.; 12C- *Kielmeyera* sp.; 13C- *Heteropterys* sp.; 14C- sp 2 (Poaceae). A barra representa 50µm.