



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
de Recursos Naturais



PARTIÇÃO DO NICHOS ALIMENTAR DE *Xylocopa*
(*Neoxylocopa*) *frontalis* (Olivier) e *Xylocopa* (*Neoxylocopa*)
***grisescens* Lepeletier (Apidae, Xylocopini)**

THAYANE NOGUEIRA ARAÚJO

2019

Thayane Nogueira Araújo

**PARTIÇÃO DO NICHOS ALIMENTAR DE *Xylocopa* (*Neoxylocopa*)
frontalis (Olivier) e *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *grisescens* Lepeletier (Apidae,
Xylocopini)**

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

Orientadora

Prof.^a. Dr.^a. Solange Cristina Augusto

UBERLÂNDIA

Fevereiro - 2019

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

A663p
2019 Araújo, Thayane Nogueira, 1996
 Partição do nicho alimentar de *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *frontalis*
(Olivier) e *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *grisescens* Lepeletier (Apidae,
Xylocopini) [recurso eletrônico] / Thayane Nogueira Araújo. - 2019.

Orientadora: Solange Cristina Augusto.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://dx.doi.org/10.14393/ufu.di.2019.1340>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

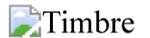
1. Ecologia. 2. Nicho (Ecologia). 3. Cerrados. 4. Abelha - Pólen. I.
Augusto, Solange Cristina, 1966, (Orient.) II. Universidade Federal de
Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320

Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br

Ata

ATA DA 275ª APRESENTAÇÃO DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO JUNTO AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS, INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Aos vinte e seis dias de fevereiro de dois mil e dezenove (26/02/2019), às nove horas, na sala 14A, bloco 2D, *Campus* Umuarama, situado na Avenida Pará, 1720, Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, teve início a 275ª Apresentação de Dissertação de Mestrado do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais do(a) discente **Thayane Nogueira Araújo**, matrícula número **11712ECR014**, título "**Partição do nicho alimentar de *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *frontalis* (Olivier) e *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *grisescens* Lepeletier (Apidae, Xylocopini)**", área de concentração **Ecologia**, linha de pesquisa **Agroecologia**, vinculado ao projeto de pesquisa **Abelhas solitárias e facultativamente sociais: Conservação, Manejo de ninhos e uso na polinização de cultivos na região do Triângulo Mineiro**, com os seguintes doutores compondo a banca examinadora: **Solange Cristina Augusto (INBIO-UFU)**, presidente, **Celso Feitosa Martins (UFPB)** e **Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça (UFMG)**. Iniciando os trabalhos, o(a) Presidente, Solange Cristina Augusto, apresentou a comissão examinadora e o(a) candidato(a), além disso, agradeceu a presença do público e concedeu ao(à) discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) discente, o tempo de arguição e resposta foram estabelecidos conforme as normas do Programa. A seguir, o(a) Senhor(a) Presidente concedeu a palavra aos examinadores, que passaram a arguir o(a) candidato(a). Finalizada a arguição, que ocorreu dentro dos termos regimentais, a banca, em sessão secreta, atribuiu os conceitos finais. Em face do resultado obtido, a banca examinadora considerou o(a) candidato(a) **Aprovado(a)**. Esta defesa é parte dos requisitos necessários à obtenção do título de mestre. O competente diploma será expedido após o cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da Universidade. Nada mais havendo a tratar, foram encerrados os trabalhos às **11 horas e 50 minutos**. Foi lavrada a presente ata que, após lida e aprovada, foi assinada pela banca examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça, Usuário Externo**, em 28/02/2019, às 15:02, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Celso Feitosa Martins, Usuário Externo**, em 28/02/2019, às 15:11, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Solange Cristina Augusto, Professor(a) do Magistério Superior**, em 28/02/2019, às 16:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o Assinatura código verificador **1056949** e o código CRC **17101526**.

“O Rio? É doce.

A Vale? Amarga.

Aí, antes fosse

Mais leve a carga.”

Carlos Drummond de Andrade (1902-1987)

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus por incondicional amor. À minha querida orientadora Prof^a. Dr^a. Solange Cristina Augusto, por toda dedicação, incentivo e paciência durante esses dois anos de trabalho. Além, de todas as conversas e as quiches de alho poro. Aos professores Dr. Paulo Eugênio Alves (Laboratório de Morfologia, Microscopia e Imagem – LAMOVI), Dr. Denis Oliveira (Laboratório de Anatomia e Desenvolvimento Vegetal – LADEVI) e Dra. Ana Silvia Moreira (Laboratório de Fisiologia Vegetal – LAFIVE) por gentilmente disponibilizarem seus laboratórios para realização das análises químicas e de imagem. Aos técnicos e secretários que trabalham por um Instituto de Biologia e Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais melhor. Aos funcionários da Fazenda Experimental da Água Limpa e Estação Ecológica do Panga por todo apoio durante a realização deste trabalho. Aos colegas de laboratório, por toda ajuda e companheirismo, especialmente Ana Caroline, Bruno Bartelli, Bárbara Matos, Nicole Cristina, Thainã Resende, Leonardo Teixeira, Danillo Cristian e profa. Dra. Camila Junqueira. À Desireé Meirelles, por todos os campos, cafés e “viradões” compartilhados, não sei o que seria de mim sem você nesses dois anos. Aos colegas da pós-graduação por todos os momentos de descontração e também de discussão de dados, especialmente Diego Raymundo, Gudryan Barônio, Luan Carlos e Marina Cunha. À Uiara Resende, por todos os conselhos, abraços e puxões de orelha, também não sei o que seria de mim sem vocês nesses dois anos. Agradeço aos meus pais, Neidilane e Gilberto Gonçalves, avós, João de Deus e Maria Nogueira, e irmã, Thalysa Nogueira, por todo amor, cuidado e compreensão. Agradeço meu amigo e companheiro Vitor Martini por todas as risadas, vinhos e viagens juntos, além de toda ajuda para análise de dados e escrita do texto. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
CAPÍTULO 1: DIVERSIDADE DE FONTES POLÍNICAS DE <i>XYLOCOPA FRONTALIS</i> E <i>XYLOCOPA GRISESCENS</i>: ESPÉCIES DE ABELHAS SIMPÁTRICAS E ECOLOGICAMENTE SEMELHANTES APRESENTAM PARTIÇÃO DO NICHOS ALIMENTAR?	6
RESUMO	6
ABSTRACT	7
1. INTRODUÇÃO	8
2. MATERIAL E MÉTODOS	10
2.1 <i>Área de Estudo</i>	10
2.2 <i>Espécies estudadas e ninhos armadilhas</i>	11
2.3 <i>Coleta de amostras do alimento larval e processamento polínico</i>	11
2.4 <i>Análise de Dados</i>	12
3. RESULTADOS	14
3.1 <i>Diversidade polínica utilizada por <i>Xylocopa frontalis</i> e <i>Xylocopa grisescens</i></i>	14
3.2 <i>Sobreposição do nicho alimentar de <i>Xylocopa frontalis</i> e <i>Xylocopa grisescens</i></i>	18
4. DISCUSSÃO	20
5. CONCLUSÕES	23
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
CAPÍTULO 2: REDES DE INTERAÇÕES INDIVÍDUO-RECURSO APRESENTADAS POR ABELHAS DO GÊNERO <i>XYLOCOPA</i>: ESPÉCIE GENERALISTA, INDIVÍDUOS ESPECIALISTAS?	31
RESUMO	31
ABSTRACT	32
1. INTRODUÇÃO	33
2. MATERIAL E MÉTODOS	37
2.1 <i>Área de Estudo</i>	37
2.2 <i>Espécies estudadas e ninhos armadilhas</i>	37
2.3 <i>Dinâmica do nicho alimentar de <i>Xylocopa frontalis</i> e <i>Xylocopa grisescens</i></i>	37
2.4 <i>Análise de dados</i>	38
3. RESULTADOS	40
4. DISCUSSÃO	42
5. CONCLUSÕES	44
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	45
CONCLUSÃO GERAL	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS COMPLEMENTARES	51
ANEXO 1	54

RESUMO

O nicho ecológico das espécies é composto por todas as condições bióticas e abióticas que exercem influência no potencial de sobrevivência e reprodução das espécies. Espécies simpátricas sobrepõem o eixo temporal e espacial de seus nichos, e por esse motivo podem competir por recursos alimentares. Uma forma de evitar a competição alimentar é particionar o eixo alimentar, para que a sobreposição do uso de recursos alimentares seja baixa. Tal separação pode ser tanto interespecífica quanto intraespecífica. *Xylocopa frontalis* (Olivier) e *Xylocopa grisescens* Lepeletier (Apidae, Xylocopini) são duas espécies de abelhas solitárias, generalistas e simpátricas que ocorrem no Cerrado brasileiro. São importantes polinizadoras espécies vegetais nativas e cultiváveis, e possuem tamanho corporal e comportamento de nidificação semelhante, podendo utilizar cavidades preexistentes como ninhos. Através dos ninhos-armadilhas é possível coletar e analisar o conteúdo polínico do alimento larval, possibilitando a identificação e quantificação dos tipos polínicos para analisar as preferências alimentares das populações de cada espécie. Além disso, também permite avaliar as variações comportamentais intraespecíficas quanto a coleta de recursos alimentares dentro de cada população. Assim, o objetivo geral da dissertação foi avaliar o uso de recursos alimentares por abelhas do gênero *Xylocopa* tanto no nível do indivíduo quanto da população. Para isso, dividimos em dois capítulos: Capítulo 1: Diversidade de fontes polínicas utilizadas por *X. frontalis* e *X. grisescens*: espécies de abelhas simpátricas e ecologicamente semelhantes apresentam partição do nicho alimentar?; Capítulo 2: Redes de interações indivíduo-recurso apresentadas por abelhas do gênero *Xylocopa*: espécie generalista, indivíduos especialistas? O objetivo do primeiro capítulo foi avaliar a partição do nicho alimentar das duas espécies de abelhas em uma área de cultivo agrícola e em uma área de reserva natural. Os resultados demonstram a ocorrência da partição do nicho alimentar entre as duas espécies em maior proporção no ambiente com maior área natural. Na qual, *X. frontalis* utilizou preferencialmente pólen de plantas com anteras de deiscência poricida, enquanto *X. grisescens* utilizou pólen de plantas com anteras não poricidas. A riqueza dos tipos polínicos no alimento larval se mostrou maior na área mais preservada para as duas espécies. Já o objetivo do segundo capítulo foi avaliar a especialização individual de *X. frontalis* e *X. grisescens* utilizando métricas de redes de interações. Os resultados demonstram que tanto os indivíduos *X. frontalis* quanto de *X. grisescens* apresentaram baixo valor de conectância e alto grau de especialização, indicando uma partição do recurso dentro da população. No entanto, os indivíduos de *X. frontalis* utilizaram um único recurso alimentar preferencial, e os indivíduos de *X. grisescens* se separaram em subgrupos utilizando recursos semelhantes entre si, mas diferentes dos outros conjuntos de indivíduos. Assim, apesar dessas espécies apresentarem semelhanças no tamanho corporal, hábito de nidificação e período de forrageamento, foi demonstrado uma partição do nicho alimentar entre as populações, além de os indivíduos apresentarem especializações individuais quanto à coleta de fontes polínicas.

Palavras-chave: cerrado, pólen, abelhas solitárias, especialização interespecífica, partição de nicho alimentar.

ABSTRACT

The ecological niche of the species is composed of all the biotic and abiotic conditions that exert influence on species survival and reproduction. Sympatric species overlap the temporal and spatial axis, and for this reason they can compete for food resources. One way to avoid food competition is to partition the food axis and this separation may be interspecific or intraspecific. Factors such seasonality and fragmentation may affect the availability of food resources. In the tropics, seasonality has an effect more related to the number of flowers available throughout the annual cycle. The fragmentation of the natural areas is recognized as the main factor that influences the bees decline, being even more intense when it comes to solitary species. *Xylocopa frontalis* (Olivier) and *Xylocopa grisescens* Lepeletier (Apidae, Xylocopini) are solitary generalist and sympatric species that occur in the Brazilian savanna. They are important pollinators of native and cultivable plant species. Have similar body size and nesting behavior, which use preexisting cavities as nests. Through the nests-traps it is possible to collect and analyze the pollen content of the larval food, in which the identification and quantification of the pollen types allows to analyze the food preferences of each specie. Intraspecific and interspecific behavioral variations can lead to differences in the use of food resources by individuals or populations. Thus, the general objective of this dissertation was to evaluate the use of food resources by bees of the genus *Xylocopa* at both the individual and the population level. For this, we divide it into two chapters. Chapter 1: Partition of the food niche between two species of sympatric bees: *Xylocopa frontalis* (Olivier) and *Xylocopa grisescens* Lepeletier (Apidae, Xylocopini); Chapter 2: Networks of *Xylocopa* individual-resource interactions: generalist species, specialist individuals? The objective of the first chapter was to evaluate the niche partition of the two bee species in an agricultural area and a nature reserve area. The results demonstrate the occurrence of food niche partition between the two species in greater proportion in the environment with larger natural area. Which, *X. frontalis* preferably used pollen from plants with poricidal dehiscence anthers, while *X. grisescens* used pollen from plants with non-poricidal anthers. The richness of pollen types was higher at preserved area for both species. The objective of the second chapter was to evaluate the individual specialization of *X. frontalis* and *X. grisescens* using network metrics. The results demonstrate that both *X. frontalis* and *X. grisescens* individuals presented low connectivity value and high degree of specialization, indicating a partition of the resource within the population. However, *X. frontalis* individuals used a single preferred food resource, and *X. grisescens* individuals split into subgroups using resources similar to each other but different from other sets of individuals. Thus, although these species have similarities in body size, nesting habit and foraging period, a partition of the food niche between populations has been demonstrated, and individuals have individual specializations regarding the collection of pollen sources.

Keywords: brazilian savanna, pollen, solitary bees, interspecific specialization, food niche partition.

INTRODUÇÃO GERAL

O nicho ecológico, conforme proposto por Hutchinson (1957), é composto por todas as condições bióticas e abióticas que exercem influência no potencial de sobrevivência e reprodução das espécies. De acordo com esse conceito, o nicho fundamental representa todo o conjunto de condições ambientais (por exemplo, temperatura, pluviosidade) que as espécies seriam adaptadas para sobrevivência. E o nicho realizado seria uma fração menor de todo o potencial de existência e dispersão das espécies, visto que aqui as interações bióticas (por exemplo, competição e predação) seriam limitantes (Hutchinson 1957; Kearney and Porter 2004). Espécies simpátricas sobrepõem o eixo temporal e espacial de seus nichos, e podem competir por recursos alimentares tanto por exploração competitiva quanto por interferência, de acordo com a oferta de recurso no ambiente. Uma forma de diminuir tal competição por recursos alimentares é particionar o eixo alimentar (Schoener 1974), a qual pode ser tanto interespecífica (Goulson and Darvill 2004; Rabelo et al. 2012; Carvalho et al. 2014; Rabelo et al. 2014), quando intraespecífica (Bolnick et al. 2003; Pires et al. 2011).

Pólen e néctar são exemplos de recursos alimentares amplamente compartilhados na natureza por diferentes grupos de visitantes florais (Irwin et al. 2010; Avni et al. 2014), e para as abelhas esses constituem o principal alimento dos imaturos e adultos (Michener 2007). Tanto a sazonalidade e disponibilidade de área natural podem afetar a dinâmica alimentar das espécies. A fenologia das plantas pode estar relacionada com fatores climáticos (Stephenson 1990; Morellato et al. 2016), na qual, nos trópicos, exerce um efeito relacionado com a quantidade de flores disponíveis ao longo do ciclo anual (Morellato et al. 2016). A fragmentação de habitat é reconhecida como principal fator que influencia o declínio das abelhas, principalmente devido à diminuição dos

recursos alimentares disponíveis para as populações (Brown & Paxton 2009; Potts et al. 2010; Vanbergen & Initiative 2013; Goulson et al. 2015).

Na região do Cerrado brasileiro ocorrem duas espécies de abelhas solitárias simpátricas, *Xylocopa* (Neoxylocopa) *frontalis* (Olivier) e *Xylocopa* (Neoxylocopa) *grisescens* Lepeletier (Apidae: Xylocopini). São polinizadoras efetivas de diversas espécies vegetais (Sampson et al. 2004; Pando et al. 2011; Kingha et al. 2012; Sadeh et al. 2007), incluindo aquelas de importância agrícola, como o maracujá-amarelo (Bruckner et al. 1995; Yamamoto et al. 2012). Apresentam tamanho corporal e comportamento de nidificação semelhante (Chaves-Alves et al. 2011, Yamamoto et al. 2012), construindo seus ninhos em madeira morta de textura macia (Camillo and Garofalo 1989) ou em cavidades preexistentes, conhecidos como ninhos-armadilha (Pereira and Garófalo 2010; Chaves-Alves et al. 2011; Junqueira et al. 2012).

Através dos ninhos-armadilha é possível coletar o alimento provisionado para os imaturos dessas abelhas, e através da identificação e quantificação dos tipos polínicos é possível analisar a utilização de recursos tanto no nível populacional quanto no individual (Rabelo et al 2012; Santos et al 2013; Rabelo et al. 2014). A nível populacional, Rabelo et al. (2014) analisaram o uso polínico de duas espécies de abelhas solitárias do gênero *Centris* Fabricius (Apidae: Centridini), e observaram diferenças quanto às preferências alimentares, no qual uma espécie coletou preferencialmente pólen provenientes de flores com anteras de deiscência poricida, enquanto a outra espécie apresentou preferência por flores de deiscência não-poricida. No entanto, quando se analisa o uso alimentar de cada indivíduo dentro das populações naturais é possível verificar as preferências alimentares específicas, as quais podem ser resultado de especializações alimentares individuais (Araújo et al. 2011). Apesar dessas especializações individuais já serem descritas para vários grupos de animais (Bolnick et

al. 2003), há somente um registro de estudo para abelhas. Heinrich (1976) analisou o comportamento de indivíduos de diferentes espécies de abelhas sociais do gênero *Bombus* Latreille (Apidae: Bombini), e demonstrou que mesmo que as abelhas ocupassem a mesma área de forrageamento, os indivíduos visitavam diferentes espécies de plantas. A grande vantagem para essas populações cujos indivíduos apresentam diferenças no uso dos recursos alimentares é, possibilitar maior resiliência e estabilidade da população frente às perturbações ambientais que afetem a disponibilidade de recurso (Van Valen 1965).

Assim, o objetivo geral da dissertação foi avaliar o uso de recursos alimentares por abelhas do gênero *Xylocopa* tanto no nível da população quanto do indivíduo. Para isso, dividimos a dissertação em dois capítulos. No Capítulo 1 avaliamos a partição de nicho alimentar entre *X. frontalis* e *X. grisescens*, para isso analisamos amostras de alimento larval coletados ao longo de um ano em dois ambientes com diferentes contextos de paisagens. Com os resultados das análises polínicas conseguimos avaliar a riqueza e diversidade de fontes alimentares utilizadas entre os ambientes pelas duas espécies, além de observar padrões de coletas de acordo com as características florais das quais os grãos de pólen foram provenientes. Por fim, analisamos a similaridade de recursos alimentares utilizados entre as espécies a fim de avaliar a sobreposição de o nicho alimentar. No Capítulo 2 analisamos o uso de recursos alimentares de cada indivíduo dentro de uma população de cada espécie, para isso utilizamos coletas de alimento larval em uma área de estudo. Utilizando métricas de redes de interação, calculamos o grau de especialização da dieta de cada indivíduo e comparamos os resultados entre as populações. Com isso, tivemos os primeiros resultados sobre especialização individual de abelhas solitárias de hábito alimentar generalista.

CAPÍTULO 1: Diversidade de fontes polínicas de *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens*: espécies de abelhas simpátricas e ecologicamente semelhantes apresentam partição do nicho alimentar?

RESUMO

O conjunto de condições ambientais e bióticas constituem o nicho ecológico das espécies. Quando as espécies sobrepõem parte do nicho, espera-se que uma das dimensões seja diferente como forma de diminuir a competição e possibilitar a coexistência. Quando consideramos o uso de recursos alimentares por abelhas simpátricas, é comumente encontrado uma baixa sobreposição alimentar entre os indivíduos. Apesar disso, o contexto ambiental representa um importante fator de distribuição de recursos florais, e a fragmentação de áreas florestais e diminuição da diversidade florística causa diversos efeitos negativos sobre as populações de abelhas. Sendo assim, os objetivos do trabalho foram avaliar a sobreposição do nicho alimentar entre as duas espécies simpátricas e avaliar o efeito do ambiente na amplitude e riqueza de fontes polínicas utilizadas. *Xylocopa frontalis* (Xf) e *Xylocopa grisescens* (Xg) (Apidae, Xylocopini) são duas espécies simpátricas de abelhas solitárias e nativas do Cerrado brasileiro com grande importância comercial, sendo a principal polinizadora do maracujá-amarelo. O estudo foi conduzido em uma área de cultivo agrícola (Fazenda Experimental Água Limpa - FEAL) e uma área de mata nativa (Estação Ecológica do Panga - EPP), localizadas no município de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Foram coletadas amostras do alimento larval das abelhas em 53 ninhos (33 ninhos Xf= 20; Xg= 13, na FEAL e 20 ninhos Xf= 16; Xg= 4, na EPP) durante o período entre agosto de 2016 a março de 2018 com intervalo de 15 dias. Os grãos de pólen foram identificados e contados para cada amostra. A amplitude do nicho alimentar de cada espécie foi calculada a partir do Índice de Diversidade de Shannon-Wiener comparado entre as espécies e os locais. Também foi avaliada a diferença no uso de pólen proveniente de anteras com deiscência poricida e não poricida entre as espécies. A similaridade total de fontes polínicas entre as duas espécies foi calculada com o Índice de Horn e uma PERMANOVA, seguida do análise SIMPER. As abelhas estudadas utilizaram ao todo 23 espécies vegetais de 13 famílias, e três tipos não identificados. A partição alimentar entre as espécies foi significativa somente na área com maior oferta de recurso alimentar. No entanto, nas duas áreas houve diferenças de escolhas alimentares de acordo com a deiscência das anteras, *X. frontalis* utilizou plantas com anteras poricidas e *X. grisescens* utilizou fontes não poricidas. A riqueza e diversidade de tipos polínicos foram maiores na EPP comparado com a FAEL. A partição de nicho na área nativa mostra a relação entre a competição e a oferta de recursos, e que a disponibilidade de recurso é crucial para que as espécies diferenciem seus nichos. A escolha entre poricida ou não poricida pode estar relacionada com adaptações fisiológicas de cada espécie. Apesar de generalistas, essas espécies apresentaram uso preferencial de alguns tipos polínicos, o que sugere um estreitamento da amplitude do nicho alimentar. Com isso, concluímos que as espécies apresentam partição alimentar depende do ambiente em que estão inseridas. Além disso, são generalistas em relação ao uso de pólen e apresentam preferência por determinadas fontes alimentares.

Palavras-chave: sobreposição do nicho alimentar, pólen, alimento larval, abelhas generalistas, antera poricida.

ABSTRACT

The biotic and abiotic environmental conditions surrounding an species, form together their ecologic niche. When different species overlap part of their niche, is expected that at least one dimension of the niche is different, reducing competition and allowing coexistence. In sympatric bees, food resource often diverges between individuals. However, the environment conditions play an important role in floral resource, and forest fragmentation cause negative effects over the bee's population. Therefore, our objective was to evaluate the niche overlap between two sympatric bee species, also analyze the effect of different environments in pollen type richness and amplitude. *Xylocopa frontalis* (Xf) e *Xylocopa grisescens* (Xg) (Apidae, Xylocopini) are two sympatric species of solitary bee's native from Cerrado, with great economic interest, been the main pollinator of yellow-passion fruit. The study was conducted in a conventional agriculture farm (Fazenda Experimental ÁguaLimpa - FEAL), and in the cerrado (EstaçãoEcológica do Panga - EPP), both located at Uberlândia, Minas Gerais, Brazil. Bee's larval food were collected from 53 nests (33 nests Xf= 20; Xg= 13, in FEAL, and 20 nests Xf= 16; Xg= 4, in EPP) over the period between from august 2016 to march 2018, each 15 days. The pollen grain was identified and counted for each sample. The niche amplitude of each species was calculated using Shannon-Wiener diversity index, later compared between locals and species. Moreover, we evaluate the different use of poricidal and non-poricidal. The similarity in pollen resource in both species were calculated using Horn index and perMANOVA, followed by a SIMPER analyzes. The studied nests used a total of 23 plant species, divided in 13 families and three unidentified types. The results showed niche partitioning only in EPP, where the resource offer was higher. However, the was a difference on poricidal and non-poricidal use, *X. frontalis* used poricidal plants, while *X. grisescens* mainly used non-poricidal. The richness and diversity of pollen types were higher at EPP compared with FAEL. In discuss that, the niche partitioning only in Cerrado where there is greater resource diversity, shows the relationship between competition and resource availability, were it become crucial to species not overlap their niches. The choice of poricidal and non-poricidal could be related to physiological adaptations. Despite generalists, both species showed preferential uses of some pollen types, which suggests and narrow niche amplitude. We conclude that, the species showed niche partitioning in resource rich environment. Moreover, beside the generalist behavior, they have a preferential pollen type.

Keywords: Food niche overlap, pollen, larval food, generalist bee, poricidal anther

1. INTRODUÇÃO

O nicho ecológico das espécies é definido pelos fatores que influenciam seu potencial de sobrevivência e reprodução, o qual é composto por diferentes dimensões, como alimentar, temporal e espacial (Schoener 1974). Espécies que se sobrepõem em alguma dessas dimensões necessitam apresentar diferenciação em ao menos um plano, evitando competição e mantendo suas populações estáveis e viáveis (Hutchinson 1957; Schoener 1974). Por exemplo, estudos que avaliaram o uso de recursos por espécies de abelhas simpátricas demonstraram diferenças no tempo de atividade ou nas preferências polínicas (Carvalho et al. 2013; Rabelo et al. 2014). *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *frontalis* (Olivier) e *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *grisescens* Lepeletier (Apidae: Xylocopini) são espécies generalistas, simpátricas e funcionalmente semelhantes de abelhas nativas e solitárias que ocorrem no Cerrado brasileiro. Essas abelhas constroem seus ninhos escavando em madeira morta de textura macia (Camillo and Garofalo 1989) ou em cavidades preexistentes, como ninho-armadilhas (Pereira and Garófalo 2010; Chaves-Alves et al. 2011; Junqueira et al. 2012). O gênero *Xylocopa* é o principal polinizador do maracujá-amarelo (Yamamoto et al. 2012), entretanto pouco se sabe sobre sua amplitude de nicho e a sobreposição entre suas espécies.

Os grãos de pólen representam o principal alimento para as abelhas, são fonte de minerais, carboidratos e, principalmente, proteínas, no qual tanto a disponibilidade quanto a qualidade nutricional são importantes para a escolha (Szczésna 2007). Tais fatores estão diretamente relacionados com as características fenológicas e de diversidade da comunidade vegetal dos ambientes. Para abelhas solitárias foi demonstrado que a produção de células de crias diminui em áreas com maiores níveis de antropização (Williams and Kremen 2007). A perda de diversidade vegetal diminui os nichos disponíveis, o que pode gerar ou intensificar a competição por recurso. A

concentração protéica dos grãos de pólen é bastante conservada dentro das famílias botânicas, apresentando variação de 2,5 – 60% de concentração (Buchmann 1986; Roulston et al. 2000). Comparando a concentração protéica de famílias botânicas que compartilham ancestralidade, e que apresentam ou não anteras poricidas, os resultados evidenciaram que espécies com anteras poricidas apresentam grãos de pólen com maiores quantidades de proteínas, quando comparado com espécies que não apresentam anteras poricidas (Roulston et al. 2000).

A identificação das fontes polínicas exploradas por abelhas pode ser feita a partir de amostras de pólen retiradas do alimento dos imaturos, do corpo, das escopas ou das fezes. Utilizar amostras de alimento larval permite avaliar os padrões de forrageamento e a amplitude do nicho alimentar em relação às fontes polínicas realmente utilizadas para alimentação da prole, além de outros aspectos biológicos, como as características e conteúdo proteico dos tipos polínicos (Gilberto et al. 2013; Rabelo et al. 2014; Somme et al. 2015; Rabelo et al. 2016; Junqueira et al. 2017).

Sendo assim, nosso objetivo é entender como os recursos alimentares são utilizados por *X. frontalis* e *X. grisescens* em uma área de cultivo agrícola e uma reserva natural. Nossas hipóteses são: (i) as duas espécies de abelhas apresentam baixa sobreposição alimentar como estratégia de manutenção das populações no mesmo tempo e espaço; (ii) a amplitude e riqueza de fontes polínicas utilizadas são maiores no ambiente com maior área preservada.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

O estudo foi conduzido em duas áreas na região do Triângulo Mineiro distantes aproximadamente 10 km. A Fazenda Experimental Água Limpa (FEAL) ($19^{\circ}05'48''\text{S} / 48^{\circ}21'05''\text{W}$) e Estação Ecológica do Panga (EEP) ($19^{\circ}09'20''\text{S}/48^{\circ}24'35''\text{W}$). A região apresenta clima Cwa segundo Köppen (Alvares et al. 2013), com duas estações distintas e bem definidas principalmente pela temperatura: quente e úmida de outubro a março, e fria e seca de abril a setembro (Figura 1).

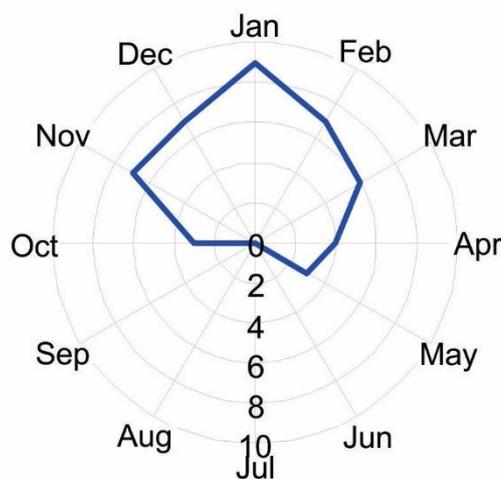


Figura 1- Análise circular dos da precipitação pluviométrica chuva amostrados na estação meteorológica na FEAL, obtidos no Laboratório de Climatologia e Meteorologia Ambiental – Clima/ UFU no ano de 2017.

A Fazenda Experimental Água Limpa pertence a Universidade Federal de Uberlândia – Uberlândia - Minas Gerais, Brasil. A área apresenta aproximadamente 194,72 ha de pastagens e cultivos comerciais, incluindo maracujá-amarelo e 104,00ha de área natural de cerrado (Neto 2008). A Estação Ecológica do Panga (EEP) apresenta 403,8 ha, sendo considerada uma das mais importantes reservas da região do Triângulo Mineiro. Sua vegetação apresenta alta representatividade das diversas fitofisionomias do Cerrado: Mata Mesófila, Cerradão, Cerrado *sensu stricto*, Campos e Veredas(Schiavini and Araújo 1989).

2.2 Espécies estudadas e ninhos armadilhas

Xylocopa frontalis e *Xylocopa griseescens* apresentam tamanho corporal e substratos de nidificação semelhante (Chaves-Alves et al. 2011; Yamamoto et al. 2012). Apresentam atividade o ano todo e são fortemente associadas aos cultivos de maracujá-amarelo na região do Triângulo Mineiro, onde sobrepõem as atividades de forrageamento de coleta de néctar (Yamamoto et al. 2012; Junqueira et al. 2013). O comportamento de nidificar em ninho-armadilha permite atrair fêmeas para áreas pré-estabelecidas, além de possibilitar a obtenção de alimento larval dos ninhos estabelecidos nessas áreas em diferentes épocas do ano.

As duas áreas do estudo possuem abrigos de abelhas contendo ninho-armadilhas, os quais são construídos de madeira, sendo recobertos com lona plástica amarela, apresentando 2,5m de altura e 1,5m de comprimento (Chaves-Alves et al. 2011; Junqueira et al. 2012). Nesses abrigos foram disponibilizados ninho-armadilhas (NA) para atração de fêmeas nidificantes de *Xylocopa*. Os NA consistiam de bambu fechados em uma das extremidades pelo próprio nó, os quais possuíam diâmetro variando de 1,41cm a 2,40cm e comprimento de aproximadamente de 25cm (Camillo and Garofalo 1982) e eram encaixados em aberturas presentes em tijolos do tipo baiano.

2.3 Coleta de amostras do alimento larval e processamento polínico

As coletas ocorreram quinzenalmente no período de Agosto de 2016 até Março de 2018. Os NA eram inspecionados e aqueles contendo células com alimento larval eram marcados e, na sequência, eram retiradas amostras de pólen utilizando bastões de vidro. As amostras foram obtidas em 33 ninhos (Xf= 20; Xg= 13) na FEAL e em 20 ninhos (Xf= 16; Xg= 4) na EEP. O material foi acetolizado pelo método de Erdtman (1960), três lâminas permanentes foram preparadas para cada uma das amostras e depositadas na coleção do Laboratório de Ecologia e Comportamento de Abelhas (LECA) - UFU.

Os grãos de pólen acetolizados foram identificados com base na literatura (Salgado-Labouriau 1973; Roubik and Moreno 1991), banco de dados de imagens (Bastos et al. 2008), coleção de lâminas (Funed-Pol) disponível na rede speciesLink (<http://www.splink.org.br>) e espécimes referência presentes no Laboratório de Morfologia Vegetal, Microscopia e Imagem (LAMOVI) - UFU. A análise quantitativa foi realizada a partir da divisão da lamínula em quatro quadrantes, nos quais foram contabilizados aproximadamente 100 grãos de pólen por quadrante (totalizando 1200 grãos de pólen por amostra de célula) (Vilhena et al. 2012). Os tipos que apresentaram abundância relativa inferior a 3%, em todas as amostras, foram excluídos por serem considerados contaminantes ou fontes apenas de néctar.

2.4 Análise de Dados

A amplitude do nicho alimentar que cada fêmea coletou foi calculada a partir do Índice de Diversidade de Shannon-Wiener (H') (Camillo and Garofalo 1989), e posteriormente verificado o efeito da espécie e do local que esses estavam, utilizando uma ANOVA fatorial. Para estabelecer o grau de uniformidade de coleta de pólen nas espécies de plantas visitadas pelas abelhas, foi utilizado o Índice de Pielou (J'), que considera os valores da amplitude do nicho (H') sobre o número total de tipos polínicos usados pelas abelhas (H' max).

A abundância total de pólen proveniente de flores com abertura de antera poricida e não poricida foi avaliada para cada espécie em cada ambiente separadamente com uma ANOVA fatorial.

A similaridade total de fontes polínicas entre as duas espécies foi calculada através do Índice de Horn (1966) para cada espécie nos diferentes ambientes e testada através da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) (Anderson 2005). Para identificar os principais tipos polínicos que contribuíram para as possíveis

diferenciações entre as populações realizamos uma Análise de Similaridade (SIMPER) (Clarke 1993).

Todas as análises foram realizadas no software R. Estúdio 3.5.1 (Team 2018), utilizando os pacotes: `vegan`(Oksanen 2018), `SpadeR`(Chao et al. 2016), `ggplot2` (Wickham 2016) e `Rmisc`(Hope 2013).

3. RESULTADOS

3.1 Diversidade polínica utilizada por *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens*

As abelhas estudadas utilizaram ao todo 23 espécies vegetais de 13 famílias, e três tipos não identificados, como fonte polínica para o alimento larval (ANEXO 1).

Na FEAL, *Xylocopa frontalis* utilizou preferencialmente três tipos polínicos, *Senna* (49%), *Ouratea hexasperma* (19%) e *Solanum* (12%) (Figura 2A), os quais representaram juntos 80% do total amostrado, sendo também os mais frequentes. Outros quatro tipos representaram aproximadamente 19% do total amostrado: Sp1 (5%), *Machaerium* (5%), *Eriotheca* (4%) e *Cambessedesia* (4%). Na EEP, também houve o predomínio, em abundância e frequência, dos mesmos três tipos, *Senna* (22%), *Ouratea hexasperma* (18%), *Solanum* (13%), representando 53% do total. Outros cinco tipos representaram entre 33% do total de tipos amostrados: *Eugenia* (10%), *Machearium* (7%), *Serjania erecta* (6%), *Vochysia* (6%) e *Marcetia* (5%) (Figura 2B).

Xylocopa grisescens utilizou os tipos *Senna* (26%), *Macherium* (18%) e *Myracrodruon* (14%) e predominaram com 58% dos tipos amostrados na FEAL. Outras seis espécies apresentaram uma abundância relativa entre 5% e 10%, sendo elas: *Eugenia* (9%), *C. brasiliense* (8%), *O. hexasperma* (7%), *Myrcia* (6%), *Pseudobombax* (5%) e *S. erecta* (5%), totalizando 40% das amostras (Figura 3A). Na EEP, quatro tipos tiveram alta abundância relativa (Figura 3B): *O. hexasperma* (29%), *Cecropia pachystachya* (23%), *C. brasiliense* (21%) e *Myracrodruon* (20%), totalizando 93% das amostras.

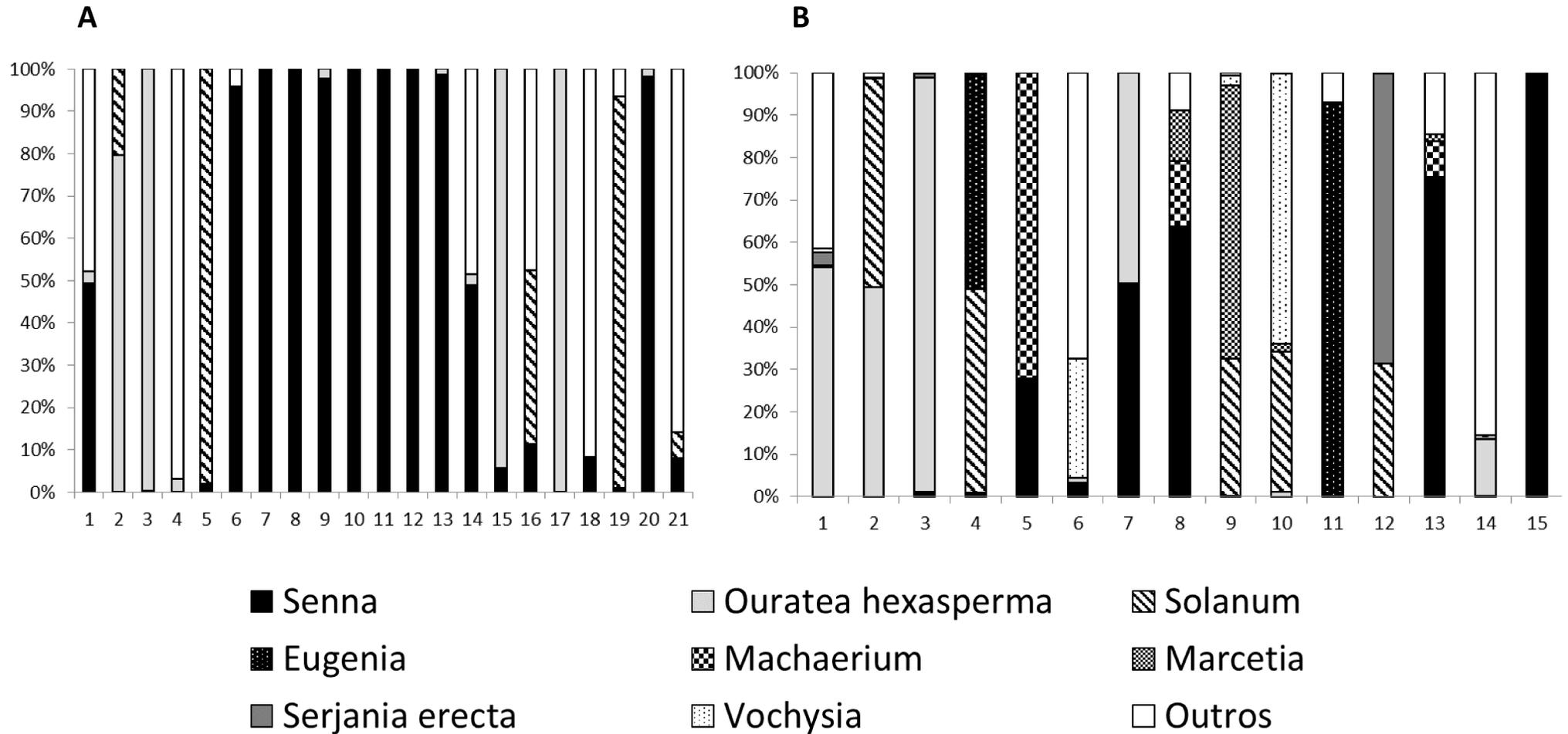


Figura 2 - Abundância total dos tipos polínicos utilizado por amostra de ninhos coletado para *Xylocopa frontalis* na FEAL (A) e EEP (B).

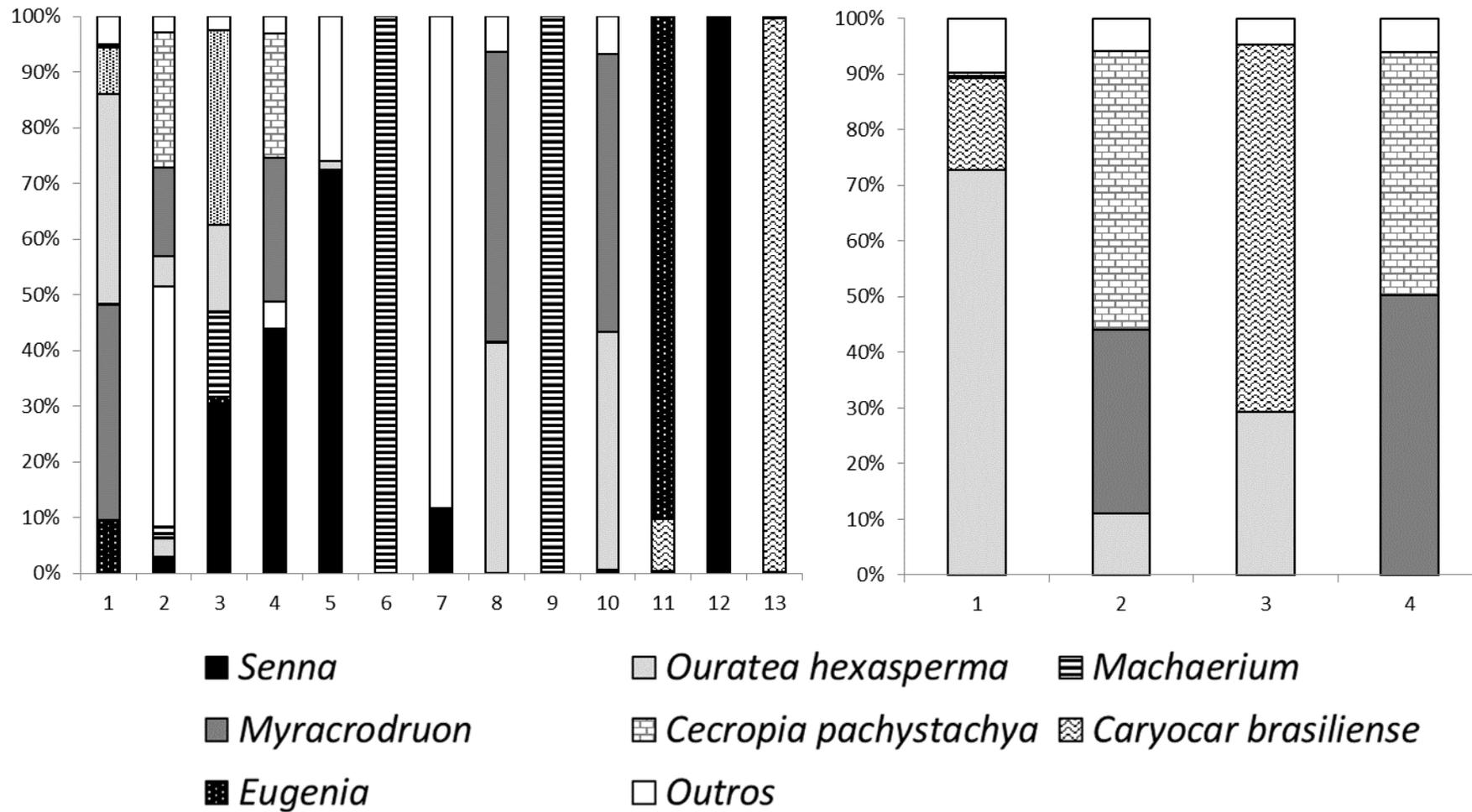


Figura 3 - Abundância total dos tipos polínicos utilizado por amostra de ninhos coletado para *Xylocopa grisescens* FEAL (A) e EEP (B).

Ambas as espécies utilizaram uma riqueza maior de tipos polínicos na EEP ($F=13.746$; $df=1$; $p=0.0005$), mas não houve diferença quando comparada as duas espécies ($F=0.872$; $df=1$; $p=0.35$) (Figura 4A). Quando consideramos a diversidade, a EEP também apresentou um valor significativamente ($F=13.938$; $df=1$; $p=0.0004$) e *X. griseascens* utilizou maior diversidade de tipos polínicos nos dois ambientes ($F=4.038$; $df=1$; $p=0.05$) (Figura 4B). Já analisando o uso de tipos polínicos acordo com a deiscência da antera, foi observado que *X. frontalis* utilizou preferencialmente fontes com abertura poricida, enquanto *X. griseascens* utilizou preferencialmente deiscência não-poricida, tanto na FEAL ($Chisq=50.654$; $df=1$; $P=0$) (Figura 5A) quanto na EEP ($Chisq=5.664$; $df=1$; $P>0.01$) (Figura 5B).

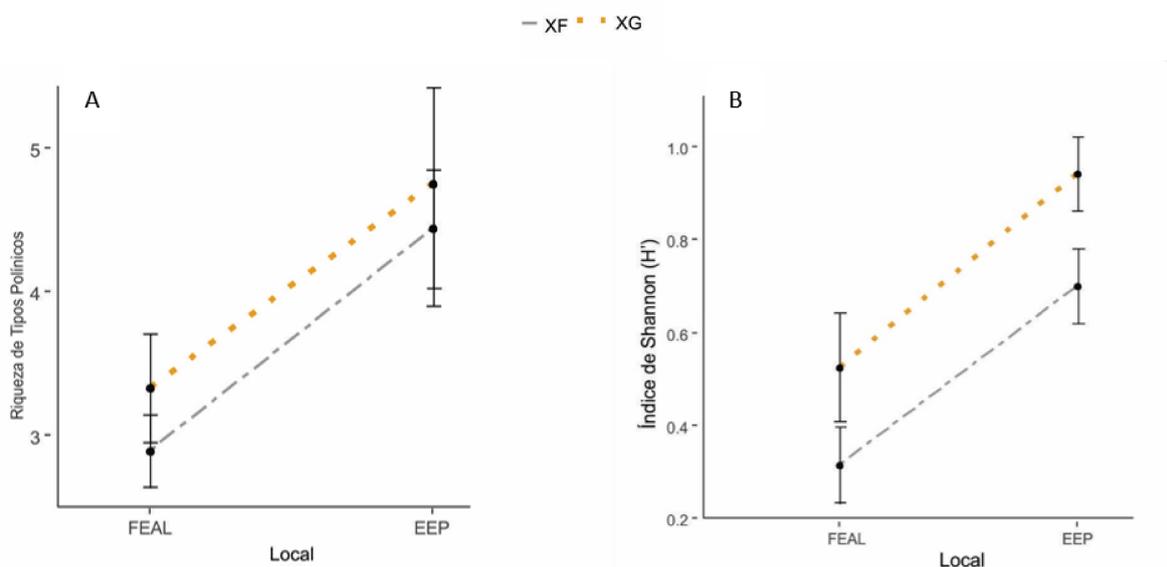


Figura 4 - A- Riqueza (A) e Diversidade (Índice de Shannon) (B) de tipos polínicos utilizados por *Xylocopa frontalis* (XF) e *Xylocopa griseascens* (XG), na Fazenda Experimental Água Lima (FEAL) e Estação Ecológica do Panga (EEP).

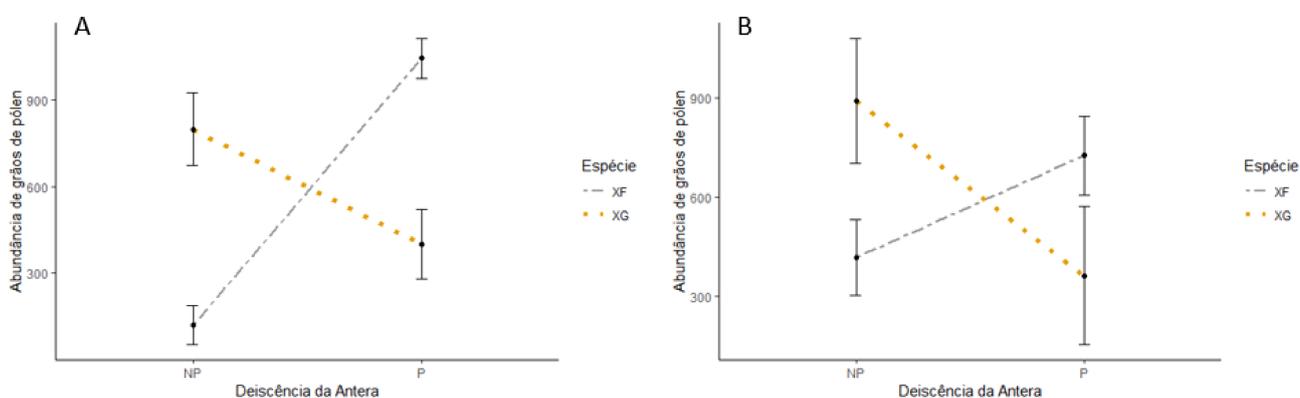


Figura 5 - Abundância total de grãos de pólen com abertura Poricida (P) e Não Poricida (NP) no alimento larval de *X. frontalis* (XF) e *X. griseascens* (XG), Fazenda Experimental Água Limpá (FEAL) (A) e Estação Ecológica do Panga (EEP) (B).

3.2 Sobreposição do nicho alimentar de *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens*

Na EEP, *X. frontalis* e *X. grisescens* apresentaram uma baixa sobreposição alimentar ($p < 0.05$), compartilhando 34% dos recursos alimentares (Figura 6; Tabela 1). Já na FEAL, as espécies apresentaram maior sobreposição de recursos alimentares, aproximadamente 57% ($p = 0.06$) (Tabela 1) (Figura 6).

Os resultados do SIMPER mostram que as espécies polínicas *Cecropiapachystachya* ($p = 0.001$), *Caryocar brasiliense* ($p = 0.023$) e *Myracrodruon* ($p = 0.002$) foram utilizadas em maior abundância por *X. grisescens* na EEP, levando a diferenciação do nicho alimentar entre *X. frontalis* e *X. grisescens* (ANEXO 1). Analisando a variação dos recursos alimentares utilizados pela mesma espécie nos diferentes ambientes, observamos que os indivíduos de *X. frontalis* da EEP e os da FEAL apresentam sobreposição de 72% dos tipos polínicos (Figura 6). Os tipos polínicos coletados por indivíduos de *X. grisescens* na EEP e FEAL apresentaram uma sobreposição menor, de 55%.

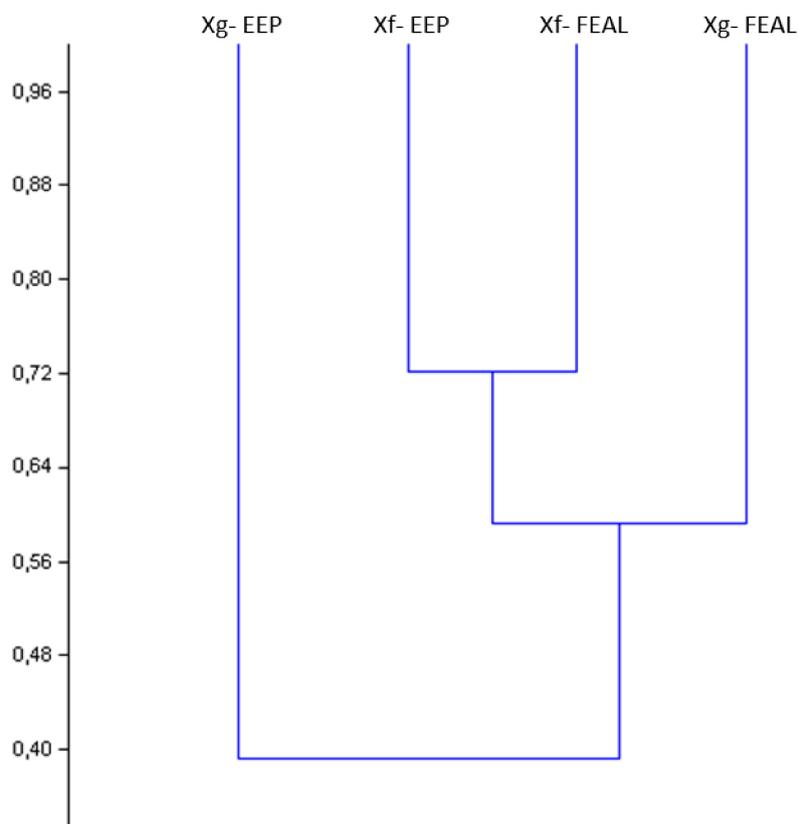


Figura 6 - Dendrograma de Similaridade entre *Xylocopa frontalis* (XF) e *Xylocopa grisescens* (XG), na Fazenda Experimental Água Lima (FEAL) e Estação Ecológica do Panga (EEP). Os valores foram calculados através do Índice de Horn (Tabela 1).

Tabela 1- Similaridade entre os recursos florais utilizados por *Xylocopa frontalis* (XF) e *Xylocopa grisescens* (XG), na Fazenda Experimental Água Lima (FEAL) e Estação Ecológica do Panga (EEP). Os valores foram calculados através do Índice de Horn.

Espécie/Área	Valores de similaridade			
	Xf- FEAL	Xg - FEAL	Xf - EEP	Xg - EEP
Xf - FEAL	1			
Xg - FEAL	0.56321	1		
Xf - EEP	0.72096	0.62124	1	
Xg - EEP	0.28083	0.55167	0.34249	1

4. DISCUSSÃO

Os resultados demonstram a ocorrência da partição do nicho alimentar entre *X. frontalis* e *X. grisescens* em maior proporção no ambiente com maior área natural. Em ambos os locais as duas espécies apresentaram diferença de escolhas alimentares de acordo com as características de deiscência das anteras, no qual, *X. frontalis* utilizou preferencialmente pólen de plantas cuja deiscência foi poricida, enquanto *X. grisescens* utilizou pólen de plantas com anteras não poricidas. A riqueza dos tipos polínicos no alimento larval se mostrou maior na área mais preservada para as duas espécies, onde a maior proporção de área natural também foi relacionada com a intensidade de separação do nicho.

Ambas as espécies do gênero *Xylocopa* estudadas apresentaram hábito alimentar generalista quanto ao uso de recursos alimentares (Carvalho et al. 2013; Carvalho et al. 2014), sendo, portanto, classificadas como poliléticas (Waser and Ollerton 2006). Por serem espécies generalistas, *X. frontalis* e *X. grisescens* podem apresentar maior adaptação frente às alterações ambientais. Junqueira et al. (2017) verificaram que fêmeas de *X. frontalis* alteraram suas fontes de recursos e a amplitude do nicho alimentar quando ninhos dessa espécie são transferidos de um local para outro, demonstrando assim flexibilidade quanto ao forrageamento por pólen. No entanto, tanto a riqueza quanto a diversidade de fontes polínicas utilizadas foram maiores na área com maior proporção de vegetação natural, reforçando a ideia de que ambientes com maior proporção de vegetação nativa ofereçam melhores condições para a manutenção das populações de abelhas nativas (Goulson et al. 2015). Ainda, de acordo com os resultados, a sobreposição de nicho observada entre *X. frontalis* e *X. grisescens* foi menor na EEP (34%) quando comparado com a FEAL (57%). Portanto, apesar da alta capacidade de adaptação às novas condições ambientais, a disponibilidade de recurso parece possibilitar que espécies simpátricas diferenciem seus nichos em maior proporção, possibilitando, portanto, a coexistência de diferentes espécies em um mesmo ambiente.

Apesar de generalistas, os resultados do trabalho demonstraram que alguns tipos polínicos foram utilizados em maior abundância e frequência. O mesmo padrão já foi observado para algumas espécies do gênero *Xylocopa* (Tellería 2000; Junqueira et al. 2017) e em outras espécies de abelhas solitárias como *Tetrapedia diversipes* Klug (Menezes et al. 2012; Neves et al. 2014), *Tetrapedia curvitaris* Friese (Campos et al. 2018), *Centris* (*Heterocentris*) *analis* Fabricius (Dórea et al. 2010; Santos et al. 2013), *Centris* (*Hemisiella*) *tarsata* Smit (Cruz et al. 2015) e *Exomalopsis* (*Exomalopsis*) *fulvofasciata* Smith (Rabelo et al. 2016). Tal uso preferencial de fontes alimentares sugere um estreitamento do nicho alimentar para essas espécies, onde, mesmo que a população colete uma grande riqueza de tipos polínicos, os indivíduos coletam apenas uma parte de toda a diversidade de recursos alimentares disponíveis.

Xylocopa frontalis utilizou principalmente pólen proveniente de plantas com anteras de deiscência poricida e *X. grisescens* o maior uso de recursos por pólen de fontes não poricidas. Ambas as espécies realizam o comportamento de *buzz-pollination*, necessário para coletar pólen de anteras poricidas, o qual possibilita que as abelhas colem uma maior quantidade de grãos em tempo reduzido (De Luca and Vallejo-Marín 2013). A coleta de pólen por vibração foi documentada tanto para plantas poricidas quanto para espécies não poricidas (Buchmann 1985), aumentando a eficiência de coleta de pólen mesmo em flores com deiscência longitudinal (Buchmann 1983; Erickson 1983). O mesmo padrão de coleta de recurso já foi observado anteriormente utilizando duas abelhas solitárias, simpátricas e congêneras ocorrente no Cerrado brasileiro (Rabelo et al. 2014). Essas diferenças no comportamento de forrageamento apresentadas pelas duas espécies podem estar relacionadas com a disponibilidade de recursos (Jacobi et al. 2005) ou por diferentes adaptações fisiológicas relacionadas à digestão e absorção de nutrientes (Sedivy et al. 2011).

Apesar de *X. frontalis* ter utilizado predominantemente os mesmos três tipos polínicos nos dois ambientes, na FEAL o tipo *Senna* representou metade de todos os tipos amostrados. Quando consideramos os tipos utilizados na EEP, verificou-se uma menor abundância do tipo *Senna* e maior uniformidade de utilização dos tipos polínicos secundários. Por outro lado, *X. grisescens* mostrou maior variação na utilização de tipos polínicos que *X. frontalis* quando comparado os dois ambientes, sendo a abundância do tipo *Senna* significativa somente na FEAL, provavelmente devido a maior diversidade florística presente na EEP. Assim, no ambiente com maior diversidade de fontes de recursos alimentares, as fontes polínicas secundárias exerceram importante função para a coexistência das espécies estudadas.

Os resultados do trabalho corroboram com a hipótese de que espécies que se sobrepõem no tempo e no espaço, apresentam certo nível de partição de seus nichos alimentares (Schoener 1974). No entanto, a proporção de diferenciação de nicho foi diferente entre os dois ambientes de criação de abelhas, sendo que no ambiente com maior área preservada, a diferenciação foi significativa. Contudo, os mecanismos envolvidos na escolha dos recursos alimentares entre espécies de abelhas são pouco descritos na literatura, mas podem estar relacionados com a qualidade polínica (Roulston et al. 2000; Eckhardt et al. 2014; Somme et al. 2015; Kaluza et al. 2017; Moerman et al. 2017), ou adaptações fisiológicas para digerir e absorver os nutrientes provenientes dos grãos de pólen (Sedivy et al. 2011).

5. CONCLUSÕES

De acordo com os resultados apresentados, pode-se concluir que: (i) apesar de generalistas em relação ao uso de pólen, as espécies estudadas apresentam preferência em forragear principalmente em uma parte das fontes disponíveis; (ii) a baixa sobreposição no uso de recursos alimentares entre *X. frontalis* e *X. grisescens* na EPP sugere que a partição de recursos alimentares entre as espécies pode estar relacionado com a disponibilidade de recursos alimentares; (iii) o efeito significativo do ambiente no uso de recursos alimentares utilizados evidencia a necessidade da preservação das áreas naturais para a manutenção e coexistência das populações de abelhas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAM, K. F.; JEFFERIES, R. L.; ALISAUSKAS, R. T. The dynamics of landscape change and snow geese in mid-continent North America. *Global Change Biology*, v. 11, n. 6, p. 841-855, 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00943.x>
- ANDERSON, M. J. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand, v. 24, 2005.
- AVNI, D.; HENDRIKSMA, H. P.; DAG, A.; UNI, Z.; SHAFIR, S. Nutritional aspects of honey bee-collected pollen and constraints on colony development in the eastern Mediterranean. *JOURNAL OF INSECT PHYSIOLOGY*, p. 1-9, 2014. <https://doi.org/10.1101/008524>
- BASTOS, E. M. A. F.; SIMONE, M.; JORGE, D. M.; SOARES, A. E. E.; SPIVAK, M. In vitro study of the antimicrobial activity of Brazilian propolis against *Paenibacillus* larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, v. 97, n. 3, p. 273-281, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2007.10.007>
- BIESMEIJER, J. C.; RICHTER, J. A. P. Niche differentiation in nectar-collecting stingless bees: the influence of morphology, oral choice and interference competition. *Ecological Entomology*, v. 24, n. 4, p. 380-388, 1999. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00220.x>
- BUCHMANN, S. L. Buzz pollination in angiosperms. *Buzz pollination in angiosperms.*, p. 73-113, 1983.
- BUCHMANN, S. L. Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. *Journal of the Kansas Entomological Society*, p. 517-525, 1985.
- CAMILLO, E.; GAROFALO, C. A. On the bionomics of *Xylocopa frontalis* (Oliver) and *Xylocopa grisescens* (Lepelletier) in southern Brazil. I. Nest construction and biological cycle. *Revista Brasileira de Biologia*, 1982.
- CAMILLO, E.; GAROFALO, C. A. Social organization in reactivated nests of three species of *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) in Southeastern Brazil. 1989. <https://doi.org/10.1007/BF02225905>
- CAMILLO, E.; GAROFALO, C. A. Analysis of the niche of two sympatric species of *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, v. 5, n. 01, p. 81-92, 1989. <https://doi.org/10.1017/S0266467400003242>
- CAMPOS, E. S.; ARAUJO, T. N.; RABELO, L. S.; BASTOS, E. M. A.; AUGUSTO, S. C. Does Seasonality Affect the Nest Productivity, Body Size, and Food Niche of *Tetrapedia curvitaris* Friese (Apidae, Tetrapediini)? *Sociobiology*, v. 65, n. 4, p. 576, 11 out. 2018. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3395>

- CARVALHO, D. M.; AGUIAR, C. M. L.; SANTOS, G. M. M. Food Niche Overlap Among Neotropical Carpenter Bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini) in an Agricultural System. *Sociobiology*, v. 60, n. 3, p. 283-288, 6 nov. 2013. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i3.283-288>
- CARVALHO, D. M.; PRESLEY, S. J.; SANTOS, G. M. M. Niche overlap and network specialization of flower-visiting bees in an agricultural system. *Neotropical Entomology*, v. 43, n. 6, p. 489-499, 2014. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0239-4>
- CHAO, A.; MA, K. H.; HSIEH, T. C.; CHIU, C.-H. SpadeR: Species-Richness Prediction and Diversity Estimation with R.
- CHAVES-ALVES, T. M.; JUNQUEIRA, C. N.; RABELO, L. S.; OLIVEIRA, P. E. A. M. DE; AUGUSTO, S. C. Recursos ecológicos utilizados por lâs especies de *Xylocopa* (Apidae: Xylocopini) em el área urbana. *Revista Colombiana de Entomologia*, v. 37, n. 2, p. 313-317, 2011.
- CLARKE, K. R. Non-parametric Multivariate Analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology*, v. 18, n. 1988, p. 117-143, 1993. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- CRUZ, A. P. A. DA; DÓREA, M. DA C.; LIMA, L. C. L. E. Pollen types used by *Centris* (*Hemisiella*) *tarsata* Smith (1874) (Hymenoptera, Apidae) in the provisioning of brood cells in an area of Caatinga. *Acta Botanica Brasilica*, v. 29, n. 2, p. 282-284, jun. 2015. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0005>
- DEBINSKI, D. M.; HOLT, R. D. Review : A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments. *Conservation Biology*, v. 14, n. 2, p. 342-355, 2000. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98081.x>
- DÓREA, M. DA C.; AGUIAR, C. M. L.; FIGUEROA, L. E. R.; LIMA, L. C. L.; SANTOS, F. DE A. R. DOS. Polen residual em ninhos de *centris analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini) em uma área de vegetação de Caatinga no Brasil. *Oecologia Australis*, v. 14, n. 1, p. 232-237, 2010. <https://doi.org/10.4257/oeco.2010.1401.13>
- ECKHARDT, M.; HAIDER, M.; DORN, S.; MÜLLER, A. Pollen mixing in pollen generalist solitary bees: A possible strategy to complement or mitigate unfavourable pollen properties? *Journal of Animal Ecology*, v. 83, n. 3, p. 588-597, 2014. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12168>
- ERICKSON, E. H. Electrostatics and pollination. *Handbook of experimental pollination biology*, p. 173-184, 1983.
- GILBERTO, G. M.; CARVALHO, C. A. L. DE; AGUIAR, C. M. L.; MACÊDO, L. S. S. R.; MELLO, M. A. R. Overlap in trophic and temporal niches in the flower-visiting bee guild (Hymenoptera, Apoidea) of a tropical dry forest. *Apidologie*, v. 44, n. 1, p. 64-74,

2013. <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0155-8>
- GOULSON, D.; DARVILL, B. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie*, v. 35, n. 1, p. 55-63, jan. 2004. <https://doi.org/10.1051/apido:2003062>
- GOULSON, D.; NICHOLLS, E.; BOTÍAS, C.; ROTHERAY, E. L. Bee declines driven by combined Stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, v. 347, n. 6229, 2015. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- HOPE, R. M. Rmisc: Ryan miscellaneous. R package version, v. 1, n. 5, 2013.
- HORN, H. S. Measurement of "Overlap" in Comparative Ecological Studies Author. *American Society of Naturalists*, v. 100, n. 914, p. 419-424, 1966. <https://doi.org/10.1086/282436>
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quantitative Biology*, p. 415-427, 1957. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- IRWIN, R. E.; BRONSTEIN, J. L.; MANSON, J. S.; RICHARDSON, L. Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives. 2010. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>
- JACOBI, C. M.; RAMALHO, M.; SILVA, M. Pollination biology of the exotic rattleweed *Crotalaria retusa* L. (Fabaceae) in NE Brazil. *Biotropica*, v. 37, n. 3, p. 357-363, 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00047.x>
- JUNQUEIRA, C. N.; HOGENDOORN, K.; AUGUSTO, S. C. The Use of Trap-Nests to Manage Carpenter Bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini), Pollinators of Passion Fruit (Passifloraceae: *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, v. 105, n. 6, p. 884-889, 2012. <https://doi.org/10.1603/AN12061>
- JUNQUEIRA, C. N.; RABELO, L. S.; BASTOS, E. M. A. F.; AUGUSTO, S. C. Do flexible pollen foraging habits of *Xylocopa frontalis* (Apidae, Xylocopini) contribute to nest management in passion fruit crops? *Journal of Apicultural Research*, v. 56, n. 5, p. 646-652, 20 out. 2017. <https://doi.org/10.1080/00218839.2017.1370901>
- JUNQUEIRA, C. N.; YAMAMOTO, M.; OLIVEIRA, P. E.; HOGENDOORN, K.; AUGUSTO, S. C. Nest management increases pollinator density in passion fruit orchards. *Apidologie*, v. 44, n. 6, p. 729-737, 2013. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0219-4>
- KALUZA, B. F.; WALLACE, H.; KELLER, A.; HEARD, T. A.; JEFFERS, B.; DRESCHER, N.; BLÜTHGEN, N.; LEONHARDT, S. D. Generalist social bees maximize diversity intake in plant species-rich and resource-abundant environments. *Ecosphere*, v. 8, n. 3, 2017. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1758>

- KEARNEY, M.; PORTER, W. P. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, v. 85, n. 11, p. 3119-3131, 2004. <https://doi.org/10.1890/03-0820>
- LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, v. 11, n. 10, p. 995-1003, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- LUCA, P. A. DE; VALLEJO-MARÍN, M. What's the "buzz" about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current Opinion in Plant Biology*, v. 16, n. 4, p. 429-435, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.05.002>
- MENEZES, G. B.; GONÇALVES-ESTEVEZ, V.; BASTOS, E. M. A. F.; AUGUSTO, S. C.; GAGLIANONE, M. C. Nesting and use of pollen resources by *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae) in Atlantic Forest areas (Rio de Janeiro, Brazil) in different stages of regeneration. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 56, p. 86-94, 2012. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262012000100014>
- MICHENER, C. D. *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, , 2007.
- MOERMAN, R.; VANDERPLANCK, M.; FOURNIER, D.; JACQUEMART, A. L.; MICHEZ, D. Pollen nutrients better explain bumblebee colony development than pollen diversity. *Insect Conservation and Diversity*, v. 10, n. 2, p. 171-179, 2017. <https://doi.org/10.1111/icad.12213>
- NETO, P. L. Levantamento planimétrico n 36.243. Prefeitura de Uberlândia, Minas Gerais, 2008.
- NEVES, C. M. DE L.; CARVALHO, C. A. L. DE; MACHADO, C. S.; AGUIAR, C. M. L.; SILVA DAS MERCÊS SOUSA, F. Pollen consumed by the solitary bee *Tetrapedia diversipes* (Apidae: Tetrapediini) in a tropical agroecosystem. *Grana*, v. 53, n. 4, p. 302-308, 2014. <https://doi.org/10.1080/00173134.2014.931455>
- OKSANEN, J. Vegan: ecological diversity. [s.l: s.n.]. Disponível em: <<http://cran.auckland.ac.nz/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf>>. Acesso em: 25 jan. 2019.
- PEREIRA, M.; GARÓFALO, C. A. Biologia da nidificação de *Xylocopa frontalis* E *Xylocopa griseescens* (Hymenoptera, Apidae, Xylocopini) em ninhos-armadilha. *Oecologia Australis*, v. 14, n. 1, p. 193-209, 2010. <https://doi.org/10.4257/oeco.2010.1401.11>
- POTTS, S. G.; BIESMEIJER, J. C.; KREMEN, C.; NEUMANN, P.; SCHWEIGER, O.; KUNIN, W. E. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in*

- Ecology and Evolution, v. 25, n. 6, p. 345-353, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- RABELO, L. S.; BASTOS, E. M. A. F.; AUGUSTO, S. C. Food niche of *Exomalopsis* (*Exomalopsis*) *fulvofasciata* Smith (Hymenoptera: Apidae) in Brazilian savannah: the importance of oil-producing plant species as pollen sources. *Journal of Natural History*, v. 50, n. 29-30, p. 1859-1873, 2016. <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1169328>
- RABELO, L. S.; VILHENA, A. M. G. F.; BASTOS, E. M. A. F.; AUGUSTO, S. C. Differentiated use of pollen sources by two sympatric species of oil-collecting bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Natural History*, v. 48, n. 25-26, p. 1595-1609, 2014. <https://doi.org/10.1080/00222933.2014.886342>
- ROUBIK, D. W.; MORENO, P. Pollen and spores of Barro Colorado Island [Panama]. *Pollen and spores of Barro Colorado Island [Panama]*, v. 36, 1991. <https://doi.org/10.2307/4110734>
- ROULSTON, T. H.; CANE, J. H.; BUCHMANN, S. L. What governs protein content of pollen: Pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs*, v. 70, n. 4, p. 617-643, 2000. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0617:WGPCOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0617:WGPCOP]2.0.CO;2)
- SALGADO-LABOURIAU, M. L. Contribuição à Palinologia dos Cerrados. Acad. Bras. Ciências, Rio de Janeiro, 1973.
- SANTOS, R. M.; AGUIAR, C. M. L.; C. DÓREA, M. DA; ALMEIDA, G. F.; A. R. DOS SANTOS, F. DE; AUGUSTO, S. C. The larval provisions of the crop pollinator *Centris analis*: Pollen spectrum and trophic niche breadth in na agroecosystem. *Apidologie*, v. 44, n. 6, p. 630-641, 2013. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0211-z>
- SCHIAVINI, I.; ARAÚJO, G. M. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). *Sociedade & Natureza*, v. 1, n. 1, p. 61-66, 1989.
- SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, v. 185, n. 4145, p. 27-39, 1974. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>
- SCRIVEN, J. J.; WHITEHORN, P. R.; GOULSON, D.; TINSLEY, M. C. Niche partitioning in a sympatric cryptic species complex. *Ecology and Evolution*, v. 6, n. 5, p. 1328-1339, 2016. <https://doi.org/10.1002/ece3.1965>
- SEDIVY, C.; MÜLLER, A.; DORN, S. Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: Evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Functional Ecology*, v. 25, n. 3, p. 718-725, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x>
- SOMME, L.; VANDERPLANCK, M.; MICHEZ, D.; LOMBAERDE, I.; MOERMAN, R.; WATHELET, B.; WATTIEZ, R.; LOGNAY, G.; JACQUEMART, A. L. Pollen and

- nectar quality drive the major and minor floral choices of bumble bees. *Apidologie*, v. 46, n. 1, p. 92-106, 2015. <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0307-0>
- SZCZÊSNA, T. Concentration of selected elements in honeybee-collected pollen. v. 51, n. 1, p. 5-13, 2007.
- TELLERÍA, M. C. Exploitation of pollen resources by *Xylocopa splendidula* in the Argentine pampas. *Journal of Apicultural Research*, v. 39, n. 1-2, p. 55-60, 2000. <https://doi.org/10.1080/00218839.2000.11101021>
- TROPEK, R.; PADYSAKOVA, E.; PADYSAKOVA, E.; JANECEK, S.; JANECEK, S. Floral Resources Partitioning by Two Co-occurring Eusocial Bees in an Afrotropical Landscape. *Sociobiology*, v. 65, n. 3, p. 527, 2018. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i3.2824>
- VILHENA, A. M. G. F.; RABELO, L. S.; BASTOS, E. M. A. F.; AUGUSTO, S. C. Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: Temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. *Apidologie*, v. 43, n. 1, p. 51-62, 2012. <https://doi.org/10.1007/s13592-011-0081-1>
- WASER, N. M.; OLLERTON, J. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. [s.l.] University of Chicago Press, 2006.
- WATERS, J.; DARVILL, B.; LYE, G. C.; GOULSON, D. Niche differentiation of a cryptic bumblebee complex in the Western Isles of Scotland. *Insect Conservation and Diversity*, v. 4, n. 1, p. 46-52, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00101.x>
- WICKHAM, H. *ggplot2-Elegant Graphics for Data Analysis (2nd Edition)*. New York: Springer-Verlag, 2016. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9
- WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, v. 13, n. 10, p. 1310-1324, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 36, n. 1, p. 519-539, 2005. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- WILLIAMS, N. M.; CRONE, E. E.; ROULSTON, T. H.; MINCKLEY, R. L.; PACKER, L.; POTTS, S. G. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, v. 143, n. 10, p. 2280-2291, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.024>
- WILLIAMS, N. M.; KREMEN, C. Resource Distributions among Habitats Determine Solitary Bee Offspring Production in a Mosaic Landscape. *Ecological Applications*, v. 17, n. 3, p. 910-921, 2007. <https://doi.org/10.1890/06-0269>

WILMS, W.; WIECHERS, B. Floral resource partitioning between native *Melipona* bees and the introduced Africanized honey bee in the Brazilian Atlantic rain forest. *Apidologie*, v. 28, p. 339-355, 1997. <https://doi.org/10.1051/apido:19970602>

YAMAMOTO, M.; SILVA, C. I. DA; AUGUSTO, S. C.; BARBOSA, A. A. A.; OLIVEIRA, P. E. The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. *Apidologie*, v. 43, n. 5, p. 515-526, 2012. <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0120-6>

CAPÍTULO 2: Redes de interações indivíduo-recurso apresentadas por abelhas do gênero *Xylocopa*: espécie generalista, indivíduos especialistas?

RESUMO

Os indivíduos dentro das populações por muito tempo foram classificados como ecologicamente semelhantes. Entretanto, a possibilidade de “variações intrapopulacionais” foram apresentados como importantes mecanismos envolvidos processo evolutivos das espécies. Tal termo considera que indivíduos ocupando um mesmo ambiente podem apresentar seleção ativa de recursos diferentes, diminuindo a competição e possibilitando maior resiliência e estabilidade da população. Essas variações são resultado da disponibilidade espaço-temporal dos recursos ou diferenças fenotípicas entre os indivíduos que influenciam a eficiência de forrageio e as habilidades digestivas. Quando as variações dos indivíduos de uma população não estão relacionadas aos fatores sexuais, de idade ou ambientes, tem-se uma especialização individual. As abelhas do gênero *Xylocopa* são os principais polinizadores do maracujá-amarelo, e de grande importância agrícola. Esse gênero de abelhas é generalista e de morfologia semelhante, dividindo recursos de nidificação e período de forrageamento, entretanto, pouco se sabe sobre a utilização dos recursos alimentares no nível individual. Então, para entender a dinâmica alimentar da população, usamos as redes de interações indivíduo-recurso para quantificar a importância de cada recurso para os indivíduos ou grupos de duas populações de *X. frontalis* e *X. grisescens*. O estudo foi conduzido na Fazenda Experimental Água Limpa (FEAL), utilizamos amostras de alimento larval para as duas espécies durante dois períodos de estação seca (XF= 21; XG= 17). O resultado mostrou que os indivíduos *X. frontalis* apresentaram baixo valor de conectância e alto grau de especialização, indicando uma partição do recurso dentro da população. Além disso, os indivíduos dessa população utilizaram um único recurso alimentar preferencial. Da mesma forma, *X. grisescens* apresentou baixo valor de conectância, indicando uma provável diferenciação de nicho entre os indivíduos. No entanto essa espécie apresentou uma rede com padrão modular, onde a população se separara em grupos que utilizam recursos semelhantes entre si, mas diferentes dos outros conjuntos de indivíduos. *X. frontalis* apresenta uma rede que normalmente é associada ao Modelo da Preferência Compartilhada, na qual os indivíduos utilizaram principalmente o tipo *Senna*, tal resultado pode estar relacionado com a qualidade e disponibilidade que esse pólen representa no local estudado. *X. grisescens* apresenta uma rede que normalmente está associado ao Modelo de Preferência Distinta, os módulos formados podem resultado da exploração excessiva de um recurso altamente energético pelos indivíduos de *X. frontalis*. As especializações individuais que encontradas poderiam ser resultados das variações nas capacidades comportamentais, morfológicas ou fisiológicas dos indivíduos em assimilar os recursos alternativos ou, em diferenças na escolha desses recursos. Assim, apesar da semelhança de tamanho corporal e hábito de nidificação, essas espécies separam seus nichos tanto interespecífico quanto intraespecífico, o que pode inferir que essas espécies podem não ser ecologicamente semelhante dentro dos ecossistemas.

Palavras-chave: *Xylocopa*, especialização individual, rede de interações, teoria da dieta ótima.

ABSTRACT

Individuals within populations have long been classified as ecologically similar. However, the possibility of "intrapopulation variations" were presented as important mechanisms involved species evolutionary process. This term considers that individuals occupying the same environment can present different active selection of food, reducing competition, enabling greater resilience and stability of the population. These variations are the result of spatio-temporal availability of resources or phenotypic differences between individuals that influence foraging efficiency and digestive abilities. When the individual's variations are not related to the sexual factors, age or environments, has an individual specialization. Bees of the genus *Xylocopa* are the main pollinators of yellow passion fruit, a great agricultural importance. These bees are generalist and have similar morphology, using similar nesting resources and foraging period, however, little is known about the use of food resources at an individual level. So, to understand the population dynamics, we use individual-resource networks to quantify the importance of each resource to the individuals of *X. frontalis* and *X. grisescens* populations. The study was realized at Agua Limpa Experimental Farm (FEAL), using larval feed samples for the two species during two dry season periods (XF = 21; XG = 17). The result showed that the *X. frontalis* individuals had low connectivity and high degree of specialization, indicating a resource partition. In addition, individuals from this population used a single preferred food resource. Also, *X. grisescens* presented low connectivity, indicating a probable niche differentiation between the individuals. However, this species presented a modular network, where the population separated into clusters that used similar resources among themselves, but different from the other sets of individuals. *X. frontalis* presents a network that is usually associated to the Shared Preference Model, in which individuals used mainly *Senna* type, such result may be related to the quality and availability that this pollen represents at the studied site. *X. grisescens* presents a network that is normally associated with the Distinct Preference Model, the modules formed may result from the exploitation of a highly energetic resource by *X. frontalis* individuals. The individual specialization could be results of the variations in the behavioral, morphological or physiological capacities of the individuals to assimilate the alternative resources or, in differences in the selection of these resources. Thus, despite the similarity of body size and habit of nesting, these species separate their interspecific and intraspecific niches, which may infer that these species may not be ecologically similar within ecosystems.

Keywords: *Xylocopa*, individual specialization, network, optimal diet theory.

1. INTRODUÇÃO

Os indivíduos dentro das populações por muito tempo foram classificados como ecologicamente semelhantes, não sendo considerada a possibilidade de diferenças intraespecíficas em relação à utilização dos recursos alimentares (Pielou 1972; Abrams 1980; Linton et al. 1981). Van Valen (1965) introduz o termo “variação intrapopulacional”, o qual conceitua as variações individuais dentro das populações. Recentemente, tem se considerado não somente a ocorrência de variação individual nas populações, como também a importância dessas no processo evolutivo das espécies (Pelletier et al. 2009). Assim, diversos estudos têm demonstrado que indivíduos de uma população ocupando um mesmo ambiente podem apresentar seleção ativa de presas diferentes (Roughgarden 1974; Price 1987; Werner and Sherry 1987; Bolnick et al. 2003; Araújo and Gonzaga 2007; West 2010; Tinker et al. 2012). A grande vantagem para uma população cujos indivíduos apresentam diferenças no uso dos recursos alimentares é, possibilitar maior resiliência e estabilidade da população frente à perturbações ambientais que afetem a disponibilidade de recurso (Van Valen 1965).

Variações no uso dos recursos pelos indivíduos podem ser resultados da disponibilidade espaço-temporal dos recursos (Pires et al. 2011), como também de diferenças fenotípicas entre os indivíduos (Glasser 1982; Robinson and Wilson 1998; Bolnick et al. 2003), que influenciam a eficiência de forrageio e as habilidades digestivas. Desta forma, quando as variações dos indivíduos de um população não estão relacionadas aos fatores sexuais, de idade ou ambientes, tem-se uma especialização individual da população (Bolnick et al. 2003). Por exemplo, West (1986) demonstrou que indivíduos de uma população de caramujos carnívoros marinhos (*Nucella emarginata*) apresentaram alto grau de especialização individual, o que não estava relacionado com a abundância de presas e ao micro-habitat de cada indivíduo, mas sim por fatores como experiência alimentar, variações fisiológicas e genéticas. Estima-se que muitas populações generalistas apresentem o mesmo

padrão, onde os indivíduos consomem apenas parte de todo o nicho alimentar da população, ou seja, apresentem hábitos especialistas (Bolnick et al. 2003; Costa-Pereira et al. 2017).

As variações individuais de uso dos recursos podem ser estudadas a partir da teoria da dieta ótima (*optimal diet theory*- ODT), a qual prediz que os animais selecionam os seus recursos de maneira a otimizar a quantidade de energia obtida por tempo de forrageio (Schoener 1971; Pulliam 1974). Para entender a dinâmica alimentar dos indivíduos de uma população, foram propostos três modelos baseados na teoria da dieta ótima: Modelo da Preferência Compartilhada, Modelo do Refúgio Competitivo e Modelo da Preferência Distinta (Svanbäck and Bolnick 2005). No Modelo de Preferência Compartilhada, os indivíduos apresentam preferência pelo mesmo *ranking* de recurso ótimo quando esse é abundante no ambiente, mas diferem na probabilidade de inclusão de novos recursos alternativos quando há uma redução na disponibilidade do recurso preferencial e, conseqüentemente, um aumento na competição por esse. Já no Modelo de Refúgio Competitivo, os indivíduos apresentam preferência pelo mesmo recurso ótimo, mas diferem na escolha dos recursos alternativos. Por fim, no Modelo de Preferência Distinta os indivíduos apresentam preferência por recursos ótimos distintos (Svanbäck and Bolnick 2005).

As redes de interações indivíduo-recurso são ferramentas utilizadas para avaliar os padrões de uso dos recursos dentro das populações, associando-os de acordo com os modelos de preferência alimentar. Nessas redes, um conjunto de nós representa os indivíduos e o outro conjunto nós os recursos; os links entre os nós representam o consumo do recurso pelos indivíduos (Araújo et al. 2008; Araújo et al. 2009; Araújo et al. 2011). Diferentes métricas das redes de interações podem ser utilizadas para elucidar os padrões de utilização dos recursos alimentares, como a modularidade e aninhamento (Araújo et al. 2008). Em uma população que apresente alta modularidade, seus indivíduos se separaram em grupos que utilizam recursos semelhantes entre si e diferentes dos outros conjuntos de indivíduos. Dessa forma, os

indivíduos consumiriam subconjuntos bem definidos de todos os recursos disponíveis e consumidos pela população (Araújo et al. 2008). As populações que apresentam altos valores de aninhamento, apresentam tanto indivíduos especialistas quanto generalistas. Nesse caso, os indivíduos mais especialistas utilizam subconjuntos dos recursos utilizados pelos indivíduos mais generalistas (Pires et al. 2011).

A especialização individual foi descrita para vários grupos de animais (Bolnick et al. 2003), inclusive para algumas espécies de abelhas sociais do gênero *Bombus* Latreille (Apidae: Bombini) (Heinrich 1976), para as populações de abelhas solitárias não se tem registro sobre a ocorrência de especialização dos indivíduos. Para as abelhas, a especialização no nível individual pode aumentar a eficiência de forrageamento devido à grande variedade de sinais emitidos pelas espécies florais (Heinrich 1975; Melo et al. 2018; Barônio et al. 2018). Tal comportamento possibilitaria que as populações expandissem seus nichos alimentares e, conseqüentemente, comportassem maior número de indivíduos ativos, além de favorecer a coexistência de espécies simpátricas e ecologicamente semelhantes.

Duas espécies de abelhas solitárias do gênero *Xylocopa* Latreille (Apidae: Xylocopini), *Xylocopa* (Neoxylocopa) *frontalis* (Olivier) e *Xylocopa* (Neoxylocopa) *grisescens* Lepeletier, ocorrem em simpatria e apresentam semelhanças quanto ao período e hábitos de nidificação (Pereira and Garófalo 2010; Yamamoto et al. 2012). As duas espécies são generalistas quanto ao uso dos recursos alimentares, no entanto, alguns trabalhos sugerem que os indivíduos consomem uma proporção de fontes polínicas menor do que a população como um todo (Junqueira et al. 2017). Dessa forma, como a variação intrapopulacional representa um importante mecanismo de seleção natural, visto que os indivíduos dentro de uma mesma população podem estar expostos à diferentes pressões seletivas, avaliar a dinâmica alimentar para abelhas solitárias possibilitará o entendimento de como as populações se comportam e se estabelecem ao longo tempo. Assim, o objetivo do trabalho foi

avaliar a especialização individual quanto ao uso de recursos alimentares para duas espécies de abelhas solitárias nativas do Cerrado brasileiro.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

O estudo foi conduzido em na Fazenda Experimental Água Limpa (FEAL) (19°05'48''S / 48°21'05''W), Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. A área apresenta aproximadamente 194,72 ha de pastagens e cultivos comerciais, incluindo maracujá-amarelo e 104,00ha de área natural de cerrado (Neto 2008).

2.2 Espécies estudadas e ninhos armadilhas

Xylocopa frontalis apresenta maior distribuição geográfica quando comparado com *X.grisescens*, abrangendo parte da América Central e América do Sul, comparado com uma distribuição mais local em alguns estados no Brasil, respectivamente. Seus ninhos são construídos em madeira morta e de textura macia (Camillo and Garofalo 1982), e por esse comportamento são popularmente conhecidas como mamangavas-de-toco ou abelhas-carpinteiras (Sakagami and Laroca 1971; Anzenberger 1977). Além do comportamento de escavar em galhos de madeira morta, também apresentam o comportamento de nidificar em cavidades pré-existentes, como os ninhos-armadilha (Pereira and Garófalo 2010; Chaves-Alves et al. 2011; Junqueira et al. 2012). Os ninhos-armadilhas são construídos a partir de gomos de bambu de aproximadamente 15 cm, fechados em uma extremidade pelo próprio nó, e disponíveis nos abrigos de abelhas instalados na fazenda experimental (Camillo and Garofalo 1982).

2.3 Dinâmica do nicho alimentar de *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens*

A dieta dos indivíduos de *X. frontalis* e *X. grisescens* foi determinada através da abundância de tipos polínicos obtidos de amostras do alimento larval. O alimento larval, “*bee-bread*”, é uma massa de alimento oferecido para a prole contendo pólen, néctar e secreções glandulares que as fêmeas adultas aprovisionam por determinado tempo. As fêmeas adultas realizam diversos voos em busca de determinada quantidade de pólen e néctar necessário para finalização do bolo alimentar, após a fêmea inicia o processo de ovoposição e finaliza com a operculação da célula (Pereira and Garófalo 2010). As coletas de pólen para o trabalho

ocorreram antes que a fêmea iniciasse o comportamento de ovoposição, utilizando bastões de vidro, em dois períodos. Para a sazonalidade não apresentasse interferência nos resultados do trabalho, selecionamos amostras de alimento larval para as duas espécies durante dois períodos de estação seca ($X_f = 21$; $X_g = 17$). As coletas do primeiro período ocorreram durante a estação seca do ano de 2012 e as coletas do segundo período ocorreram na estação seca do ano de 2017.

O material foi acetolizado pelo método de Erdtman (1960), três lâminas permanentes foram preparadas para cada uma das amostras e depositadas na coleção do Laboratório de Ecologia e Comportamento de Abelhas (LECA) - UFU. Os grãos de pólen acetolizados foram identificados com base na literatura (Salgado-Labouriau 1973; Roubik and Moreno 1991), banco de dados de imagens (Bastos et al. 2008), coleção de lâminas (Funed-Pol) disponível na rede speciesLink (<http://www.splink.org.br>) e espécimes referência presentes no Laboratório de Morfologia Vegetal, Microscopia e Imagem (LAMOVI) - UFU. A análise quantitativa foi realizada a partir da divisão da lamínula em quatro quadrantes, nos quais foram contabilizados aproximadamente 100 grãos de pólen por quadrante (totalizando 1200 grãos de pólen por amostra de célula) (Vilhena et al. 2012).

2.4 Análise de dados

Foi construída uma matriz com os dados quantitativos indivíduos-recursos para cada espécie, onde nas linhas foram representados os indivíduos e nas colunas os recursos (Harary 1969; Bascompte et al. 2003). Foram definidos e calculado os seguintes parâmetros para as redes de interação:

Conectância (\bar{C}): reflete a proporção de links que realmente ocorre de acordo com todas as possibilidades (Pires et al. 2011). Quanto menor o valor de conectância, maior a diferenciação do nicho entre os indivíduos.

Aninhamento (\overline{N}): as redes aninhadas apresentam indivíduos generalistas e especialistas, onde os recursos utilizados pelos especialistas estão aninhados aos recursos utilizados pelos indivíduos generalistas (Araújo et al. 2009; Pires et al. 2011). O aninhamento foi calculado através do índice de *weighted* NODF/100, onde 0 representa redes não aninhadas e 1 redes completamente aninhadas.

Modularidade (M): as redes modulares apresentam grupos de indivíduos que compartilham preferências alimentares semelhantes, mas são fracamente conectados aos indivíduos dos outros grupos (Tinker et al. 2012). Os valores variam de 0, quando os links estão organizados de forma aleatória, a 1, quando todas as interações indivíduo-recurso ocorrem somente dentro do próprio módulo.

Grau de especialização da rede (H_2'): reflete o grau de especialização da rede, para as redes individuais reflete a sobreposição de uso do recurso (Blüthgen et al. 2006). Valores próximos de 0 representam indivíduos generalistas e próximos a 1 indivíduos especialistas.

As análises foram realizadas no software R. Estúdio 3.5.1 (Team 2018), utilizando o pacote “RInSp” (Zaccarelli et al. 2013) e “Bipartite” (Dormann et al. 2008; Dormann et al. 2009; Dormann 2011).

3. RESULTADOS

A população de *X. frontalis* apresentou baixo valor de conectância e alto grau de especialização na rede, assim como baixo aninhamento (Tabela 1; Figura 1A). Não houve diferenças dos níveis de especialização entre os indivíduos, visto o baixo valor de aninhamento, assim como não houve uma organização em módulos (Figura 2A). Esses indivíduos apresentaram maior sobreposição do nicho por consumirem recursos semelhantes entre si. O tipo *Senna* (Fabaceae) foi consumido por todos os indivíduos da população (Figura 1A).

Da mesma forma, a população de *X. grisescens* apresentou os valores de conectância, grau de especialização de dieta e aninhamento semelhante à *X. frontalis* (Tabela 1; Figura 1B). No entanto, diferente do encontrado para *X. frontalis*, a rede dessa espécie apresentou um padrão em que a população se divide em vários grupos de indivíduos. Esses grupos se assemelham no uso do recurso principal, porém diferem quanto ao uso de recursos secundários (Figura 2A).

Tabela 1. Valores dos parâmetros das redes de interação indivíduo-recurso para *Xylocopa frontalis* e *X. grisescens*. \overline{C} : conectância, \overline{N} : aninhamento, H_2' : grau de especialização, M: modularidade.

	<i>X. frontalis</i>	<i>X. grisescens</i>
\overline{C}	0.214	0.216
\overline{N}	0.153	0.139
H_2'	0.844	0.853
M	0.443	0.739

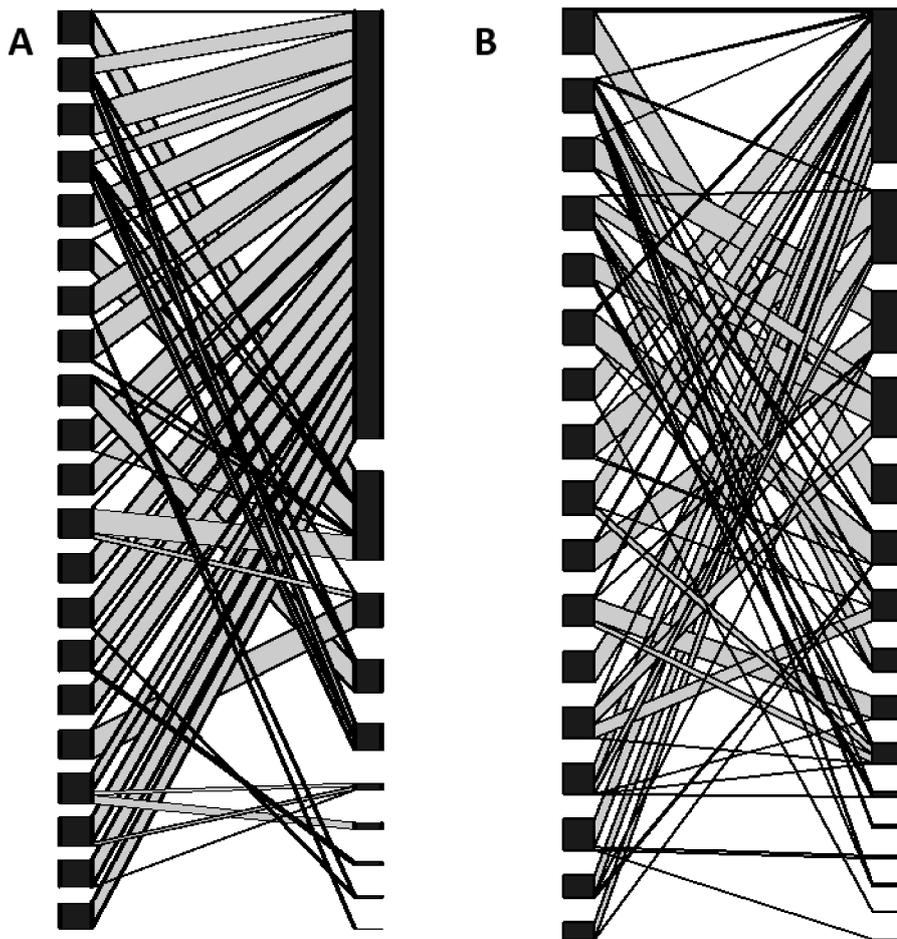


Figura 1. Redes de interações bipartidas de indivíduos de *X. frontalis* (A) e *X. grisescens* (B). Links representam a interação entre os indivíduos (esquerda) e tipo polínico (direita), a largura representa o número de interações dos indivíduos e os recursos alimentares.

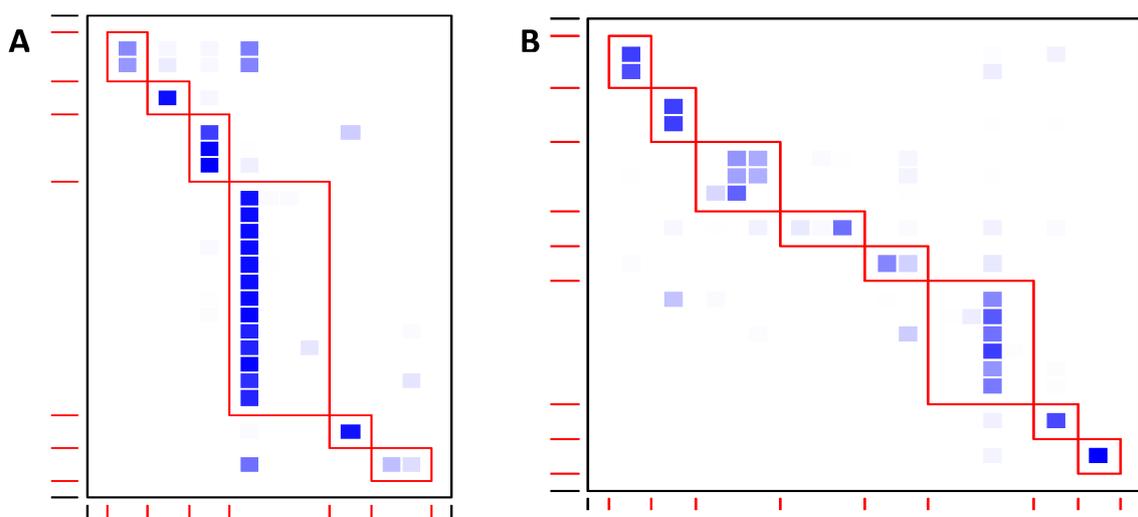


Figura 2. Modularidade das redes de indivíduos *X. frontalis* (A) e *X. grisescens* (B). Cada quadrado colorido representa uma interação e as escalas de azuis representam a força da interação, o eixo x representa os recursos alimentares e o eixo y representa os indivíduos.

4. DISCUSSÃO

Os indivíduos das duas espécies utilizaram apenas uma pequena proporção de tipos polínicos diante de nicho populacional total, apresentando, portanto, hábito especialista. No entanto, *X. frontalis* apresenta uma rede que normalmente é interpretada por meio do Modelo da Preferência Compartilhada enquanto *X. grisescens* pelo Modelo de Preferência Distinta. Embora diferenças no uso dos recursos alimentares pelos indivíduos tenha sido demonstrado para diversos grupos (Araújo and Gonzaga 2007; Araújo et al. 2008; West 2010; Lemos-Costa et al. 2016; Costa-Pereira et al. 2017), os resultados do trabalho constituem no primeiro registro de especialização individual para abelhas solitárias. Ao especializarem seus nichos individualmente, a largura do nicho alimentar de cada população é expandida possibilitando a sobrevivência mútua de diferentes espécies simpátricas.

O Modelo da Preferência Compartilhada prediz que os indivíduos apresentam a mesma ordem de preferência por um mesmo recurso ótimo quando a disponibilidade desse é alta (Pires et al. 2011). Os indivíduos de *X. frontalis* apresentaram preferência principalmente por um tipo polínico, o tipo *Senna*. Os grãos de pólen desse gênero apresentam altas concentrações proteicas (Roulston et al. 2000), além da antera possuir deiscência poricidas. Para que as abelhas consigam coletar o pólen de anteras poricidas, é preciso que apresentem o comportamento de *buzz-pollination* (De Luca and Vallejo-Marín 2013), o qual possibilita a coleta de uma maior quantidade de pólen em menor tempo. Assim, a preferência alimentar compartilhada entre os indivíduos de *X. frontalis* pode estar relacionada com a qualidade e disponibilidade desse tipo polínico no local.

O Modelo de Preferência Distinta prediz que os indivíduos apresentam recursos preferenciais distintos (Svanbäck and Bolnick 2005). *X. grisescens* apresentou uma rede organizada em módulos, na qual alguns indivíduos da população utilizaram recursos alimentares de forma semelhante entre si, mas diferente de outros indivíduos da população

(Araújo et al. 2008), formando subgrupos de indivíduos com preferências alimentares compartilhadas. Os grupos formados pelos indivíduos dessa espécie pode ser resultado da exploração excessiva de um recurso altamente energético pelos indivíduos de *X. frontalis*, o que poderia induzir os indivíduos de *X. grisescens* desloquem seus nichos para conseguir coexistir no mesmo ambiente. No entanto, são necessários que novos estudos sejam realizados para elucidar os mecanismos envolvidos na diferenciação do uso de recurso alimentar por essas espécies, como, por exemplo, um estudo do nicho alimentar dessas espécies em áreas que ambas não coexistam.

Bolnick et al. (2003) discutem que o provável mecanismo envolvido na utilização de diferentes recursos alimentares por indivíduos em um mesmo ambiente, seria resultado do *trade-off* entre se especializar em determinado recurso alimentar ótimo e com isso diminuir a eficiência na exploração dos recursos alternativos, seja na habilidade de coletar, reconhecer ou digerir. Portanto, as especializações individuais que as duas espécies de abelhas estudadas poderiam ser resultados das variações nas capacidades comportamentais, morfológicas ou fisiológicas dos indivíduos em assimilar os recursos alternativos (eficiência de consumo) ou, em diferenças na escolha desses recurso (Bolnick et al. 2003). Diferenças fisiológicas relacionadas à digestão e absorção de nutrientes polínicos entre duas espécies de abelhas solitárias já foi demonstrado anteriormente (Sedivy et al. 2011), no entanto novos estudos precisam ser realizados considerando as características apresentadas pelos indivíduos. Essas diferenças alimentares também podem estar relacionadas à dominância comportamental de alguns indivíduos que coletam recursos preferenciais induzindo que indivíduos subordinados se alimentem de recursos secundários (Goss-Gustard and Durell 1988).

5. CONCLUSÕES

Os resultados do trabalho evidenciam que os indivíduos das duas espécies estudadas interagem com um número menor, restrito e diferente de plantas, portanto, apesar da população como um todo ser considerada generalista, pode-se inferir que essas espécies podem não ser ecologicamente semelhantes dentro dos ecossistemas. Assim, apesar da semelhança de tamanho corporal, hábito de nidificação e associação à algumas plantas específicas, como o maracujá-amarelo (Pereira and Garófalo 2010; Yamamoto et al. 2012), essas espécies separam seus nichos tanto interespecífico quanto intraespecífico. As diferenças individuais encontradas poderiam reduzir a competição dentro da própria população devido à redução no número de indivíduos disputando o mesmo recurso (Van Valen 1965; Feinsinger and Swarm 1982; Holbrook and Schmitt 1992; Amundsen et al. 1995), possibilitando que diferentes populações de abelhas solitárias coexistam em um determinado tempo e espaço, favorecendo a conservação das populações naturais desses polinizadores.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, P. Some Comments on Measuring Niche Overlap. *Ecology*, v. 61, n. 1, p. 44-49, 1980. <https://doi.org/10.2307/1937153>
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; MORAES, G. DE; LEONARDO, J.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologisch e Zeitschrift*, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- AMUNDSEN, P. A.; DAMSGRD, B.; ARNESEN, A. M.; JOBLING, M.; JØRGENSEN, E. H. Experimental evidence of cannibalism and prey specialization in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Environmental Biology of Fishes*, v. 43, n. 3, p. 285-293, 1995. <https://doi.org/10.1007/BF00005860>
- ANZENBERGER, G. Ethological study of African carpenter bees of the genus *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, v. 44, n. March, p. 337-374, 1977. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1977.tb01001.x>
- ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; LAYMAN, C. A. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, v. 14, n. 9, p. 948-958, set. 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>
- ARAÚJO, M. S.; GONZAGA, M. O. Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 61, n. 12, p. 1855-1863, 2007. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0425-z>
- ARAÚJO, M. S.; GUIMARÃES, P. R.; SVANBÄCK, R.; PINHEIRO, A.; GUIMARÃES, P.; REIS, S. F. DOS; BOLNICK, D. I. Network Analysis Reveals Contrasting Effects of Intraspecific Competition on Individual Vs .Population Diets. *Ecology*, v. 89, n. 7, p. 1981-1993, 2008. <https://doi.org/10.1890/07-0630.1>
- ARAÚJO, M. S.; MARTINS, E. G.; CRUZ, L. D.; FERNANDES, F. R.; LINHARES, A. X.; REIS, S. F. DOS; GUIMARÃES, P. R. Nested diets: A novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, v. 119, n. 1, p. 81-88, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17624.x>
- BARÔNIO, G. J.; GUIMARÃES, B. M. DA C.; OLIVEIRA, L. C. DE; MELO, L. R. F.; ANTUNES, P. R.; CARDOSO, R. K. DE O. A.; ARAÚJO, T. N. Entre flores e visitantes: estratégias de disponibilização e coleta de recursos florais. *Oecologia Australis*, v. 22, n. 04, p. 390-409, 18 dez. 2018. <https://doi.org/10.4257/oeco.2018.2204.04>
- BASTOS, E. M. A. F.; SIMONE, M.; JORGE, D. M.; SOARES, A. E. E.; SPIVAK, M. In vitro study of the antimicrobial activity of Brazilian propolis against *Paenibacillus* larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, v. 97, n. 3, p. 273-281, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2007.10.007>

- BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; BLÜTHGEN, N. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, v. 6, n. 1, p. 9, 14 ago. 2006. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; FORDYCE, J. A.; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; HULSEY, C. D.; FORISTER, M. L. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, v. 161, n. 1, p. 1-28, 2003. <https://doi.org/10.1086/343878>
- CAMILLO, E.; GAROFALO, C. A. On the bionomics of *Xylocopa frontalis* (Oliver) and *Xylocopa griseescens* (Lepeletier) in southern Brazil. I. Nest construction and biological cycle. *Revista Brasileira de Biologia*, 1982.
- CHAVES-ALVES, T. M.; JUNQUEIRA, C. N.; RABELO, L. S.; OLIVEIRA, P. E. A. M. DE; AUGUSTO, S. C. Recursos ecológicos utilizados por las especies de *Xylocopa* (Apidae: Xylocopini) en el área urbana. *Revista Colombiana de Entomología*, v. 37, n. 2, p. 313-317, 2011.
- COSTA-PEREIRA, R.; TAVARES, L. E. . R.; CAMARGO, P. B. DE; ARAÚJO, M. S. Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. *Biotropica*, v. 49, n. 4, p. 531-538, jul. 2017. <https://doi.org/10.1111/btp.12434>
- DORMANN, C. F. F. C. How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, v. 1, n. 1, p. 1-20, 2011.
- DORMANN, C. F.; FRUND, J.; BLUTHGEN, N.; GRUBER, B. Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, v. 2, n. 1, p. 7-24, 2009. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- DORMANN, C. F.; GRUBER, B.; FRUND, J. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, v. 8, n. 2, p. 8-11, 2008.
- FEINSINGER, P.; SWARM, L. A. "Ecological Release ," Seasonal Variation in Food Supply , and the Hummingbird *AmaziliaTobaci* on Trinidad and Tobago. *Ecology*, v. 63, n. 5, p. 1574-1587, 1982. <https://doi.org/10.2307/1938881>
- GLASSER, J. W. A Theory of Trophic Strategies: The Evolution of Facultative Specialists. *The American Naturalist*, v. 119, n. 2, p. 250-262, 1982. <https://doi.org/10.1086/283906>
- GOSS-GUSTARD, J. D.; DURELL, S. E. A. L. V. D. The Effect of Dominance and Feeding Method on the Intake Rates of Oystercatchers, *Haematopusostralegus*, Feeding on Mussels. *Journal of Animal Ecology*, v. 57, n. 3, p. 827-844, 1988. <https://doi.org/10.2307/5095>
- HEINRICH, B. Bee flowers: A hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution*,

- v. 29, p. 325-334, 1975. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1975.tb00212.x>
- HEINRICH, B.. Resource Partitioning Among Some Eusocial Insects : Bumblebees. Ecology, v. 57, n. 5, p. 874-889, 1976. <https://doi.org/10.2307/1941054>
- HOLBROOK, S. J.; SCHMITT, R. J. Causes and Consequences of Dietary Specialization in Surfperches : Patch Choice and Intraspecific Competition. Ecology, v. 73, n. 2, p. 402-412, 1992. <https://doi.org/10.2307/1940748>
- JUNQUEIRA, C. N.; HOGENDOORN, K.; AUGUSTO, S. C. The Use of Trap-Nests to Manage Carpenter Bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini), Pollinators of Passion Fruit (Passifloraceae: Passiflora edulis f. flavicarpa). Ann. Entomol. Soc. Am, v. 105, n. 6, p. 884-889, 2012. <https://doi.org/10.1603/AN12061>
- LEMOS-COSTA, P.; PIRES, M. M.; ARAÚJO, M. S.; AGUIAR, M. A. M. DE; GUIMARÃES, P. R. Network analyses support the role of prey preferences in shaping resource use patterns within five animal populations. Oikos, v. 125, n. 4, p. 492-501, abr. 2016. <https://doi.org/10.1111/oik.03006>
- LINTON, L. R.; DAVIES, R. W.; WRONA, F. J. Resource Utilization Indices: An Assessment. Journal of Animal Ecology, v. 50, n. 1, p. 283-292, 1981. <https://doi.org/10.2307/4045>
- LUCA, P. A. DE; VALLEJO-MARÍN, M. What's the "buzz" about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. Current Opinion in Plant Biology, v. 16, n. 4, p. 429-435, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.05.002>
- MELO, L. R. F.; GUIMARÃES, B. M. DA C.; BARÔNIO, G. J.; OLIVEIRA, L. C. DE; CARDOSO, R. K. DE O. A.; ARAÚJO, T. N.; TELLES, F. J. Como as abelhas percebem as flores e por que isto é importante? Oecologia Australis, v. 22, n. 04, p. 362-389, 2018. <https://doi.org/10.4257/oeco.2018.2204.03>
- NETO, P. L. Levantamento planimétrico n 36.243. Prefeitura de Uberlândia, Minas Gerais, 2008.
- PELLETIER, F.; GARANT, D.; HENDRY, A. P. Eco-Evolutionary dynamics. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, v. 364, p. 1483-1489, 2009. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027>
- PEREIRA, M.; GARÓFALO, C. A. Biologia da nidificação de *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa griseescens* (Hymenoptera, Apidae, Xylocopini) em ninhos-armadilha. Oecologia Australis, v. 14, n. 1, p. 193-209, 2010. <https://doi.org/10.4257/oeco.2010.1401.11>
- PIELOU, E. C. Niche Width and Niche Overlap: A Method for Measuring Them. Ecology, v. 53, n. 4, p. 687-692, 1972. <https://doi.org/10.2307/1934784>

- PIRES, M. . M.; GUIMARÃES, P. R.; ARAÚJO, M. S.; GIARETTA, A. A.; COSTA, J. C. L.; REIS, S. F. DOS. The nested assembly of individual-resource networks. *Journal of Animal Ecology*, v. 80, p. 896-903, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01818.x>
- PRICE, T. D. Diet Variation in a Population of Darwin ' s Finches. *Ecology*, v. 68, n. 4, p. 1015-1028, 1987. <https://doi.org/10.2307/1938373>
- PULLIAM, H. R. On the Theory of Optimal Diets. *The American Naturalist*, v. 108, n. 959, p. 59-74, 1974. <https://doi.org/10.1086/282885>
- ROBINSON, B. W.; WILSON, D. S. Optimal Foraging, Specialization, and a Solution to Liem's Paradox. *The American Naturalist*, v. 151, n. 3, p. 223-235, 1998. <https://doi.org/10.1086/286113>
- ROUBIK, D. W.; MORENO, P. Pollen and spores of Barro Colorado Island [Panama]. *Pollen and spores of Barro Colorado Island [Panama].*, v. 36, 1991. <https://doi.org/10.2307/4110734>
- ROUGHGARDEN, J. Niche Width: Biogeographic Patterns Among Anolis Lizard Populations. *The American Naturalist*, v. 108, n. 962, p. 429-442, 1974. <https://doi.org/10.1086/282924>
- ROULSTON, T. H.; CANE, J. H.; BUCHMANN, S. L. What governs protein content of pollen: Pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs*, v. 70, n. 4, p. 617-643, 2000. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0617:WGPCOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0617:WGPCOP]2.0.CO;2)
- SAKAGAMI, S. F.; LAROCA, S. Observations on the bionomics of some Neotropical Xylocopine bees, with comparative and biofaunistis notes (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University Series VI*, v. 18, n. 1, p. 57-127, 1971.
- SALGADO-LABOURIAU, M. L. Contribuição à Palinologia dos Cerrados. *Acad. Bras. Ciências*, Rio de Janeiro, 1973.
- SCHOENER, T. W. Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 2, n. 1, p. 369-404, 1971. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- SEDIVY, C.; MÜLLER, A.; DORN, S. Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: Evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Functional Ecology*, v. 25, n. 3, p. 718-725, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x>

- SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D. I. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: An optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*, v. 7, n. 7, p. 993-1012, 2005.
- TEAM, R. C. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013, 2018.
- TINKER, M. T.; GUIMARÃES, P. R.; NOVAK, M.; MARQUITTI, F. M. D.; BODKIN, J. L.; STAEDLER, M.; BENTALL, G.; ESTES, J. A. Structure and mechanism of diet specialisation: Testing models of individual variation in resource use with sea otters. *Ecology Letters*, v. 15, n. 5, p. 475-483, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01760.x>
- VALEN, L. VAN. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. *The American Naturalist*, v. 99, n. 908, p. 377-390, 1965. <https://doi.org/10.1086/282379>
- WERNER, T. K.; SHERRY, T. W. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxiasinornata*, the "Darwin's Finch" of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 84, n. 15, p. 5506-5510, 1987. <https://doi.org/10.1073/pnas.84.15.5506>
- WEST, L. Interindividual Variation in Prey Selection by the Snail *Nucella* (= *Thais*) *emarginata* Published by: Ecological Society of America interindividual variation in prey selection by the snail *Nucella* (= *Thais*) *emarginata*. *America*, v. 67, n. 3, p. 798-809, 2010. <https://doi.org/10.2307/1937702>
- YAMAMOTO, M.; SILVA, C. I. DA; AUGUSTO, S. C.; BARBOSA, A. A. A.; OLIVEIRA, P. E. The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. *Apidologie*, v. 43, n. 5, p. 515-526, 2012. <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0120-6>
- ZACCARELLI, N.; BOLNICK, D. I.; MANCINELLI, G. RInSp: An r package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 4, n. 11, p. 1018-1023, 2013. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12079>

CONCLUSÃO GERAL

Os resultados obtidos nesta dissertação evidenciaram os diferentes padrões de uso de tipos polínicos de duas populações de espécies de abelhas congêneras e simpátricas. A sobreposição alimentar foi menor no ambiente com maior proporção de vegetação natural, evidenciando a urgência de conservação nos fragmentos naturais remanescentes no Cerrado brasileiro. Além disso, apesar dessas espécies apresentarem semelhanças no tamanho corporal, hábito de nidificação e período de forrageamento, foi demonstrado que os indivíduos das duas populações apresentam especializações individuais quanto à coleta de fontes polínicas. Assim, pode-se concluir que essas espécies podem não ser ecologicamente semelhantes dentro dos ecossistemas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS COMPLEMENTARES

- ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; LAYMAN, C. A. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, v. 14, n. 9, p. 948-958, set. 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>
- AVNI, D.; HENDRIKSMA, H. P.; DAG, A.; UNI, Z.; SHAFIR, S. Nutritional aspects of honey bee-collected pollen and constraints on colony development in the eastern Mediterranean. *Journal of Insect Physiology*, p. 1-9, 2014. <https://doi.org/10.1101/008524>
- BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; FORDYCE, J. A.; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; HULSEY, C. D.; FORISTER, M. L. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, v. 161, n. 1, p. 1-28, 2003. <https://doi.org/10.1086/343878>
- BRUCKNER, C. H.; PICANÇO, M.; MOLINA-RUGAMA, A. J. Número floral, clima, densidad poblacional de *Xylocopa* spp. (Hymenoptera: Anthophoridae) y polinización del maracuyá (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Revista de Biología Tropical*, v. 47, n. 4, p. 711-718. 1999.
- CAMILLO, E.; GAROFALO, C. A. Social organization in reactivated nestes of three species of *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) in Southeastern Brazil. 1989. <https://doi.org/10.1007/BF02225905>
- CARVALHO, D. M.; PRESLEY, S. J.; SANTOS, G. M. M. Niche overlap and network specialization of flower-visiting bees in an agricultural system. *Neotropical Entomology*, v. 43, n. 6, p. 489-499, 2014. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0239-4>
- CHAVES-ALVES, T. M.; JUNQUEIRA, C. N.; RABELO, L. S.; OLIVEIRA, P. E. A. M. DE; AUGUSTO, S. C. Recursos ecológicos utilizados por las especies de *Xylocopa* (Apidae: Xylocopini) em el área urbana. *Revista Colombiana de Entomología*, v. 37, n. 2, p. 313-317, 2011.
- GOULSON, D.; DARVILL, B. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie*, v. 35, n. 1, p. 55-63, jan. 2004. <https://doi.org/10.1051/apido:2003062>
- GOULSON, D.; NICHOLLS, E.; BOTÍAS, C.; ROTHERAY, E. L. Bee declines driven by combined Stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, v. 347, n. 6229, 2015. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- HEINRICH, B. Bee flowers: A hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution*, v. 29, p. 325-334, 1975. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1975.tb00212.x>

- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. Cold spring symposia on quantitative, v. 22, p. 27-415, 1957. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- IRWIN, R. E.; BRONSTEIN, J. L.; MANSON, J. S.; RICHARDSON, L. Nectar Robbing : Ecological and Evolutionary Perspectives. 2010. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>
- JUNQUEIRA, C. N.; HOGENDOORN, K.; AUGUSTO, S. C. The Use of Trap-Nests to Manage Carpenter Bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini), Pollinators of Passion Fruit (Passifloraceae: *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). Ann. Entomol. Soc. Am, v. 105, n. 6, p. 884-889, 2012. <https://doi.org/10.1603/AN12061>
- KINGHA, B. M. T.; FOHOUE, N. T.; NGAKOU, A.; BRUURL, D. Foraging and pollination activities of *Xylocopa olivacea* (Hymenoptera, Apidae) on *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) flowers at Dang (Ngaoundere-Cameroon). Journal of Agricultural Extension and Rural Development, v. 4, n. 10, p. 330-339.2012.
- MICHENER, C. D. The Bees of the World. Johns Hopkins University Press, Baltimore, , 2007.
- MORELLATO, L. P. C. et al. Linking plant phenology to conservation biology. Biological Conservation, v. 195, p. 60-72, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- PANDO, J. B.; FOHOUE, F. N. T.; TAMESSE, J. L. Foraging and pollination behaviour of *Xylocopa calens* L. (Hymenoptera: Apidae) on *Phaseolus coccineus* L. (Fabaceae) flowers at Yaounde (Cameroon). Entomological Research, v. 41, n. 5, p. 185-193. 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1748-5967.2011.00334.x>
- PEREIRA, M.; GARÓFALO, C. A. Biologia da nidificação de *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens* (Hymenoptera, Apidae, Xylocopini) em ninhos-armadilha. Oecologia Australis, v. 14, n. 1, p. 193-209, 2010. <https://doi.org/10.4257/oeco.2010.1401.11>
- PIRES, M. . M.; GUIMARÃES, P. R.; ARAÚJO, M. S.; GIARETTA, A. A.; COSTA, J. C. L.; REIS, S. F. DOS. The nested assembly of individual-resource networks. Journal of Animal Ecology, v. 80, p. 896-903, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01818.x>
- RABELO, L. S.; VILHENA, A. M. G. F.; BASTOS, E. M. A. F.; AUGUSTO, S. C. Larval food sources of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Apidae), an oil-collecting bee. Journal of Natural History, v. 46, n. March 2013, p. 1129-1140, 2012. <https://doi.org/10.1080/00222933.2011.651798>
- RABELO, L. S.; VILHENA, A. M. G. F.; BASTOS, E. M. A. F.; AUGUSTO, S. C. Differentiated use of pollen sources by two sympatric species of oil-collecting bees (Hymenoptera: Apidae). Journal of Natural History, v. 48, n. 25-26, p. 1595-1609,

2014. <https://doi.org/10.1080/00222933.2014.886342>

SADEH, A.; SHMIDA, A.; KEASAR, T. The carpenter bee *Xylocopa pubescens* as an agricultural pollinator in greenhouses. *Apidologie*, v. 38, n. 6, p. 508-517. 2007. <https://doi.org/10.1051/apido:2007036>

SAMPSON, B. J.; DANKA, R. G.; STRINGER, S. J. Nectar robbery by bees *Xylocopa virginica* and *Apis mellifera* contributes to the pollination of rabbiteye blueberry. *Journal of Economic Entomology*, v. 97, n. 3, p. 735-740. 2004. <https://doi.org/10.1093/jee/97.3.735>

SANTOS, R. M.; AGUIAR, C. M. L.; C. DÓREA, M. DA; ALMEIDA, G. F.; A. R. DOS SANTOS, F. DE; AUGUSTO, S. C. The larval provisions of the crop pollinator *Centris analis*: Pollen spectrum and trophic niche breadth in an agroecosystem. *Apidologie*, v. 44, n. 6, p. 630-641, 2013. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0211-z>

SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, v. 185, n. 4145, p. 27-39, 1974. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>

STEPHENSON, N. L. Climatic Control of Vegetation Distribution : The Role of the Water Balance. *The American Naturalist*, v. 135, n. 5, p. 649-670, 1990. <https://doi.org/10.1086/285067>

VALEN, L. VAN. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. *The American Naturalist*, v. 99, n. 908, p. 377-390, 1965. <https://doi.org/10.1086/282379>

YAMAMOTO, M.; SILVA, C. I. DA; AUGUSTO, S. C.; BARBOSA, A. A. A.; OLIVEIRA, P. E. The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. *Apidologie*, v. 43, n. 5, p. 515-526, 2012. <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0120-6>

ANEXO 1

Abundância absoluta e Frequência relativa dos tipos polínicos utilizados por *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens* na Fazenda Experimental da Água Limpa (FEAL) e Estação Ecológica do Panga (EEP). Antera (Ant):Poricida (P) e, Não-poricida (NP); Abundância relativa dos grãos de pólen (Ab); frequência de ocorrência dos tipospolínicos (Fr); Índice de diversidade de Shannon (H'); Índice de Equitabilidade de Pielou (J). *Tipos polínicos não identificados.

Tipo polínico	FEAL					EEP			
	Ant	Ab _{Xf} (%)	Fr _{Xf} (%)	Ab _{Xg} (%)	Fr _{Xg} (%)	Ab _{Xf} (%)	Fr _{Xf} (%)	Ab _{Xg} (%)	Fr _{Xg} (%)
ANACARDIACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Myracrodouon	N	-	-	14.11	23.08	-	-	20.24	75.00
BIGNONIACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Tabebuia	N	-	-	-	-	2.35	6.25	0.92	25.00
CARYOCARACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Caryocar brasiliense	N	-	-	8.22	23.08	0.40	37.50	21.12	50.00
CLUSIACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Kielmeyera	N	-	-	-	-	-	-	-	-
FABACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Anadenanthera	N	-	-	-	-	0.52	6.25	-	-
Machaerium	N	5.21	20.00	17.95	38.46	6.47	25.00	2.51	75.00
Mimosa	N	0.40	5.00	-	-	-	-	-	-
Senna	P	49.10	95.00	26.09	69.23	22.27	75.00	-	-
Styphnodendrum		-	-	-	-	0.44	6.25	-	-
LAMIACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Hyptis	N	-	-	0.72	7.69	-	-	-	-
MALVACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Eriotheca	N	4.27	10.00	0.83	7.69	-	-	-	-
Luehea grandiflora	N	-	-	0.37	15.38	-	-	0.86	25.00
Pseudobombax grandiflorum	N	-	-	4.84	15.38	0.07	6.25	-	-
MELASTOMATACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Cambessedesia	P	3.82	5.00	-	-	-	-	-	-
Marcetia	P	-	-	-	-	4.87	25.00	-	-
Tibouchina	P	0.11	5.00	-	-	-	-	-	-
MYRTACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Eucalyptus	N	-	-	0.17	15.38	-	-	-	-
Eugenia	N	-	-	8.83	46.15	8.91	12.50	-	-
Myrcia	N	0.02	5.00	5.70	15.38	1.26	6.25	-	-
OCHNACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Ouratea hexasperma	P	18.96	60.00	7.17	38.46	16.72	50.00	29.04	75.00
SAPINDACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Serjania erecta	N	-	-	4.79	53.85	5.28	31.25	2.33	75.00
SOLANACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Solanum	P	12.25	30.00	0.23	23.08	15.32	43.75	-	-
URTICACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Cecropia pachystachya	N	-	-	-	-	-	-	22.98	75.00
VOLCHYSIACEAE		-	-	-	-	-	-	-	-
Vochysia	N	-	-	-	-	5.14	31.25	-	-
*									
Sp1		5.88	25.00	-	-	2.73	37.50	-	-
Sp2		-	-	-	-	2.42	12.50	-	-
Sp3		-	-	-	-	4.82	6.25	-	-
Amplitude (H')			1.53		2.11		2.32		1.61
Uniformidade (J)			0.66		0.80		0.82		0.77